ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 65
9
СЕНТЯБРЬ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1980

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 65 (1980) № 9

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев *(зам. главного редактора)*, М. М. Голлербах, О. В. Заленский, Т. И. Капралова *(отв. секретарь)*, Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин *(зам. главного редактора)*, И. Д. Романов, Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян *(главный редактор)*, Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов *(зам. главного редактора)*, М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov, *(Associate Editor)*, An. A. Fedorov, M. M. Hollerdach, T. I. Kapralova *(Secretary)*, E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin *(Associate Editor)*, I. D. Romanov, T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan *(Editor-in-Chief)*, H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev *(Associate Editor)*, M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky, O. V. Zalensky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhuzrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. M. Sytnik, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Н. И. Журавлева* и *С. И. Семиглазова*

Сдано в набор 09.06.80. Подписано к печати 25.08.80. М [illegible]860. Формат бумаги 70×108$^{1}/_{16}$.
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 9+4 вкл. ($^{1}/_{2}$ печ. л.) =
=13.30 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.21. Тираж 255[illegible] [illegible]п. зак. 1509

Издательство «Наука». Ленинградское отделение
199164. Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-[illegible]2

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

ТОМ 65 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1980, № 9

УДК (581.132+581.12) : 581.1 : 581.14

А. М. Степанова, А. А. Шумилова

ФОТОДЫХАНИЕ (ЭВОЛЮЦИОННЫЙ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ АСПЕКТЫ)

A. M. STEPANOVA, A. A. SHUMILOVA. PHOTORESPIRATION. EVOLUTIONARY AND PHYSIOLOGICAL ASPECTS

Обсуждаются пути образования гликолата и его метаболизации у различных групп фотосинтезирующих организмов: бактерий, водорослей, высших растений C_3- и C_4-типа, а также механизмы, регулирующие скорость этих процессов. Физиологическое значение фотодыхания рассматривается в связи с особенностями гликолитического пути у различных таксонов и групп растений.

Проблема фотодыхания, или «загадка фотодыхания» (Goldsworthy, 1969), в последнее десятилетие привлекает внимание широкого круга физиологов, биохимиков растений и селекционеров, поскольку она, с одной стороны, затрагивает центральные физиологические процессы — фотосинтез и дыхание, а с другой — представляет интерес для практиков, так как фотодыхание приводит к снижению продуктивности фотосинтеза и выхода сухой биомассы (Zelitch, 1973, 1975а, б; Колесников, 1977).

Со времени открытия фотодыхания, которое связывают с исследованиями Decker (1955), опубликовано большое количество работ, позволивших далеко продвинуться в познании сущности этого процесса. В них были выявлены факторы среды, определяющие скорость фотодыхания, установлен характер его взаимосвязи с фотосинтезом и продуктивностью растений, изучены биохимические реакции, составляющие его молекулярную основу (Jackson, Volk, 1970; Goldsworthy, 1970; Zelitch, 1971, 1973, 1975а, б; Chollet, Ogren, 1975; Halliwell, 1976; Колесников, 1977; Лайск, 1977).

Гораздо менее исследованы и соответственно меньше обсуждались вопросы, касающиеся эволюции фотодыхания. Рассмотрение эволюционного аспекта проблемы, вероятно, будет способствовать лучшему пониманию физиологического значения фотодыхания, поскольку оно может быть неоднозначным у представителей различных растительных групп. Хотя явления, связанные с процессом фотодыхания, могут быть обнаружены у всех фотосинтезирующих клеток, в которых функционирует цикл Кальвина, — у фотосинтезирующих бактерий, водорослей, низших и высших растений как с C_3-, так и с C_4-типом фиксации CO_2, этот процесс проявляется по-разному у различно организованных организмов. Анализ особенностей фотодыхания у фотосинтезирующих организмов, стоящих на разных ступенях развития, может дать некоторое представление о пути эволюции этого уникального процесса и о его физиологической роли, которая, возможно, была различной на разных этапах эволюции.

Биохимия фотодыхания

Поскольку фотодыхание в наибольшей степени развито у высших растений с C_3-типом фиксации CO_2, его химизм наиболее полно изучен у этих растений. Молекулярной основой процесса фотодыхания служит

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1980 г.

бифункциональность, присущая основному ферменту пентозофосфатного восстановительного цикла — рибулезодифосфаткарбоксилазе (РДФК). Этот фермент способен не только карбоксилировать субстрат — рибулезодифосфат (РДФ), но и окислять его, выступая в роли рибулезодифосфатоксигеназы (РДФО) (Bowes et al., 1971; Bowes, Ogren, 1972; Andrews et al., 1973; Lorimer et al., 1973; Laing et al., 1974; Badger, Andrews, 1974). При этом CO_2 и O_2, по-видимому, конкурируют за место на ферменте и за РДФ, так как O_2 ингибирует карбоксилазную реакцию, а CO_2 — оксигеназную (Chollet, Ogren, 1975; Chollet, 1977).

Продуктами оксигеназной реакции являются фосфогликолевая (ФГликК) и фосфоглицериновая (ФГК) кислоты (Bowes et al., 1971; Bowes, Ogren, 1972; Andrews et al., 1973; Lorimer et al., 1973; Laing et al., 1974). Путь метаболизма фосфогликолата подробно обсуждается в обзорах (Tolbert, 1971; Chollet, Ogren, 1975; Chollet, 1977). У высших растений гликолатный цикл представляет собою сложный многоступенчатый процесс, который протекает с участием трех видов клеточных органелл: хлоропластов, пероксисом и митохондрий (рис. 1). В хлоропластах осуществляются начальные и заключительные стадии цикла, в митохондриях — промежуточная стадия, сопряженная с образованием АТФ (Kisaki et al., 1971; Bird et al., 1972; Woo, Osmond, 1977; Moore et al., 1977) и выделением CO_2, в пероксисомах — не сопряженные с синтезом макроэргических соединений промежуточные стадии цикла.

Поглощение молекулярного кислорода в гликолатном цикле происходит в двух реакциях: оксигеназной, локализованной в хлоропластах, и гликолатоксидазной, локализованной в пероксисомах. Выделение CO_2 связано только с одной реакцией, протекающей в митохондриях, где из двух молекул глицина образуется одна молекула серина.

Из краткого рассмотрения химизма фотодыхания можно видеть, что его неизбежным следствием является потеря углерода из цикла Кальвина. Она обусловлена не только выделением CO_2; $^2/_3$ от общей потери углерода в фотодыхании является результатом снижения фиксации CO_2 РДФК вследствие окисления ею РДФ кислородом воздуха (Laing et al., 1974; Chollet, Ogren, 1975; Лайск, 1977).

Действительно, если в результате карбоксилирования двух молекул РДФ образуются четыре молекулы ФГК, то при их окислении — две молекулы этой кислоты и две молекулы фосфогликолевой. Из последних в гликолатном цикле выделяется одна молекула CO_2 и ресинтезируется одна молекула фосфоглицерата. В итоге утрачивается одна молекула фосфоглицерата, т. е. три атома С, из которых только один выделяется в виде CO_2, а два «недофиксируются» РДФК. Сказанное выше можно представить в виде следующих уравнений:

при фотосинтезе

$$2\text{РДФ} + 2CO_2 \longrightarrow 4\text{ФГК},$$

при фотодыхании

$$\begin{array}{c} 2\text{РДФ} + 2O_2 \longrightarrow 2\text{ФГК} + 2\text{ФГликК}, \\ \underline{2\text{ФГликК} \longrightarrow \text{ФГК} + CO_2} \\ 2\text{РДФ} + 2O_2 \longrightarrow 3\text{ФГК} + CO_2 \,. \end{array}$$

Определения скорости фотодыхания по выделению CO_2 в свободный от CO_2 воздух или путем экстраполяции кривой зависимости скорости фотосинтеза от концентрации CO_2 к нулевому ее значению, а также по разнице поглощения $C^{14}O_2$ и $C^{12}O_2$ дают близкие результаты и показывают, что скорость фотодыхания составляет примерно $^1/_6$ (т. е. около 17%) скорости видимого фотосинтеза при 0.03% CO_2, 21% O_2, 25° С (Jakson, Volk, 1970; Canvin, Fock, 1972; Chollet, Ogren, 1975). О скорости фотодыхания можно судить также по величине стимуляции фотосинтеза у C_3-видов растений в результате снижения концентрации O_2 с 21 до 2%. Эта величина составляет около 45% видимого фотосинтеза (Downes, Hesketh, 1968; Osmond, Björkman, 1972; Chollet, Ogren, 1975). Близкие величины стимуляции фотосинтеза при снижении концентрации O_2 с 21

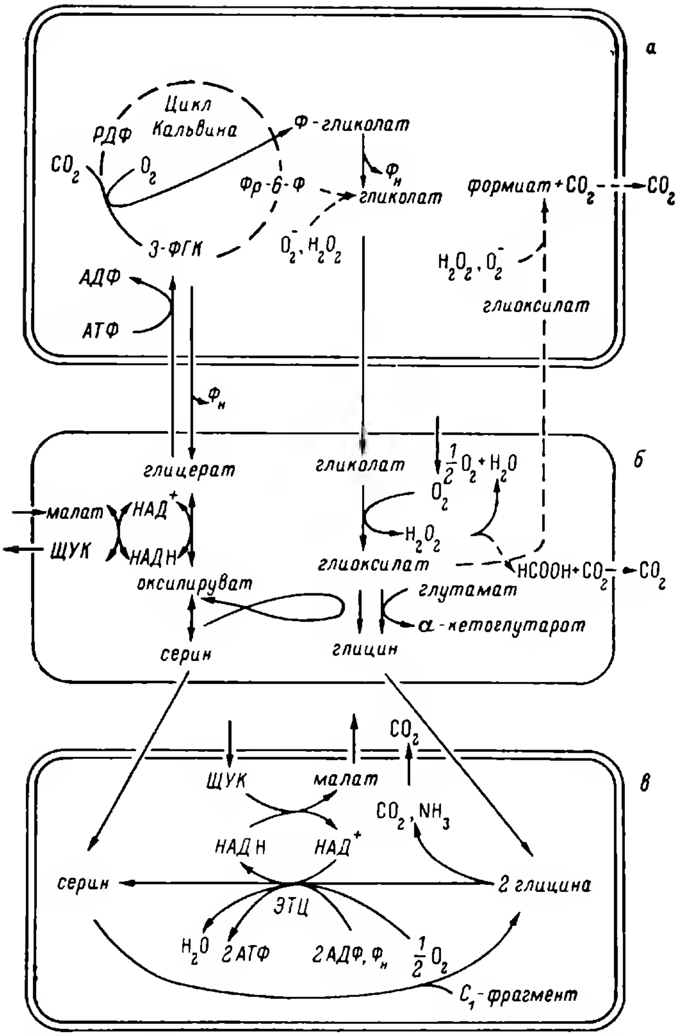


Рис. 1. Схема фотодыхания. Гликолатный путь (Chollet, 1977).

Фн — неорганический фосфат, *ЩУК* — щавелевоуксусная кислота, *Фр-6-Ф* — фруктозо-6-фосфат, *РДФ* — рибулезодифосфат.

до 3% получили Воскресенская (1972) для фасоли и гороха, Чмора и др. (1976) — для махорки и свеклы, Лайск (1977) — для осины, но только на восходящей части световой кривой.

Сопоставление величин фотодыхания, полученных различными методами, показывает, что меньшая из них (17%), соответствующая количеству CO_2, выделяемой при фотодыхании, составляет примерно $^1/_3$ от большей (45%), соответствующей общей потере углерода за счет фотодыхания. Таким образом, экспериментально полученные данные хорошо согласуются с полученными путем расчета.

Предполагают, что наряду с путем, представленным на рис. 1, гликолевая кислота может образовываться также за счет неэнзиматического окисления перекисью водорода, получаемой в реакции Мёлера, фрагмента, переносимого транскетолазой — гликоальдегидтиаминпирофосфата (Coombs, Whittingham, 1966; Shain, Gibbs, 1971; Eickenbusch et al., 1975; Zelitch, 1975а), а также в результате конденсации двух молекул CO_2 (Zelitch, 1975а). Однако эти пути синтеза гликолата, по данным ряда авторов (Лайск, 1977; Chollet, 1977), не могут играть существенной роли в процессе фотодыхания. Опыты с использованием O_2^{18} показали, что по оксигеназному механизму образуется около 90% гликолата у бактерий, водорослей и изолированных хлоропластов высших растений (Halliwell, 1977; Chollet, 1977; Lorimer, Krause et al., 1977; Lorimer, Woo et al., 1977).

Эволюционный аспект

Условия для проявления оксигеназной функции РДФК создались лишь на определенном этапе эволюции биосферы. Значение этой функции должно было усиливаться по мере возрастания концентрации свободного кислорода в атмосфере Земли. У всех ныне живущих фотосинтезирующих организмов — бактерий, водорослей, высших растений C_3- и C_4-типов, у которых функционирует цикл Кальвина, может быть обнаружена начальная стадия фотодыхания, т. е. образование гликолевой кислоты под действием кислорода. Степень же развития, механизм и локализация последующих стадий фотодыхания, связанных с метаболизацией гликолата, различны у организмов, стоящих на разных ступенях эволюции.

а. Бактерии и прокариотические водоросли

У фотосинтезирующих анаэробных бактерий из родов *Chromatium* и *Rhodospirillum*, у которых цикл Кальвина в естественных условиях защищен от воздействия кислорода, в его присутствии происходит образование гликолевой кислоты за счет оксигеназной (Takabe, Akazawa, 1973; McFadden, 1974) или транскетолазной (Asami, Akazawa, 1975) реакций. Клетки *Chromatium* способны также окислять гликолат, синтезировать глицин и выделять оба эти соединения в окружающую среду (Asami, Akazawa, 1976; Asami et al., 1977).

Прокариотические сине-зеленые водоросли (их называют также цианобактериями) тоже образуют гликолат. Еще в 1955 г. М. Кальвин с сотрудниками (Norris et al., 1955) показали, что ФГликК является ранним продуктом фотосинтеза у этих водорослей. Синтез и экскреция гликолата клетками *Anacystis nidulans* индуцируются светом, стимулируются высокой температурой (Döhler, Koch, 1972; Döhler, Przybylla, 1973), зависят от концентрации ионов бикарбоната и от освещенности, усиливаются при увеличении концентрации кислорода, подавляются ингибиторами фотосинтеза: диуроном, гидроксиламином, иодацетамидом (Han, Eley, 1973). Активность РДФК из *Anacystis nidulans* ингибируется кислородом (Miyachi, Okade, 1976). У другой сине-зеленой водоросли — *Coccochloris peniocystis* — установлена зависимость экскреции гликолата от концентрации углекислоты: при переносе клеток этой водоросли, выращенных при высокой концентрации CO_2, в среду, продуваемую воздухом, скорость выделения гликолата усиливалась (Ingle, Colman, 1976).

Сине-зеленые водоросли содержат гликолатдегидрогеназу (Grodzinski, Colman, 1975), которая связана с тилакоидными мембранами (Codd, Sillal, 1978). Экзогенный гликолат поглощается ими как в темноте, так и с большей скоростью на свету и окисляется частично до CO_2 (Miller et al., 1971).

Таким образом, имеющиеся в литературе данные позволяют заключить, что у прокариотических фотосинтезирующих организмов — бактерий и сине-зеленых водорослей — обнаружены реакции, которые могут рассматриваться как начальная стадия фотодыхания. Эти организмы образуют гликолевую кислоту в процессе фотосинтеза, синтез ее связан с оксигеназной функцией РДФК, он стимулируется кислородом, низкими концентрациями CO_2 и высокой температурой. Какая-то часть гликолата может метаболизироваться ими с образованием глиоксилата (при участии гликолатдегидрогеназы), глицина и CO_2, часть его выделяется в окружающую среду. Grodzinski, Colman (1970) считают, что метаболизация гликолата протекает у сине-зеленых водорослей весьма активно. Однако Cheng и другие (1972) думают, что путь утилизации гликолата через глицин и серин у них еще развит слабо.

б. Эукариотические водоросли

Гликолат является ранним продуктом фиксации CO_2 у зеленых одноклеточных водорослей (Benson, Calvin, 1950; Warburg, Krippahl, 1960). В многочисленных работах было установлено, что они также способны в большом количестве выделять гликолевую кислоту (Miller et al., 1963; Watt, Fogg, 1966; Nelson, Tolbert, 1969; Döhler, 1974; Colman et al., 1974; Максимова, Даль, 1975; Максимова, Камаева, 1978). Скорость образования и выделения гликолата увеличивалась при высокой интенсивности света и низкой концентрации CO_2. Изменение концентрации CO_2 с высокой при выращивании на низкую во время определения приводило к усилению экскреции гликолата у *Chlorella pyrenoidosa*, как и у сине-зеленых водорослей.

Повышение концентрации кислорода в среде усиливало образование гликолата и снижало содержание фосфосахаров (Bassham, Kirk, 1962, 1973; Coombs, Whittingham, 1966).

Наряду с выделением части синтезируемого гликолата в среду некоторые эукариотические водоросли, например *Chlorella pyrenoidosa*, способны метаболизировать гликолат по пути, сходному с представленным на рис. 1 (Lord, Merrett, 1970; Sen, Town, 1974). Однако окисление гликолевой кислоты у большей части изученных одноклеточных водорослей происходит не при участии гликолатоксидазы, катализирующей ее окисление в клетках высших растений и локализованной в пероксисомах, а с помощью гликолатдегидрогеназы (Nelson, Tolbert, 1970; Frederick et al., 1973) — фермента, окисляющего гликолат и у сине-зеленых водорослей. Для ряда зеленых водорослей — *Chlamydomonas* (Paul, Volcani, 1976; Beezley et al., 1976), *Euglena* (Collins et al., 1975), нескольких видов диатомовых (Paul, Volcani, 1975; Paul et al., 1975; Coughlan, 1977) — доказана внутримитохондриальная локализация гликолатдегидрогеназы. По данным N. Collins и других (1975), окисление гликолата в митохондриях, выделенных из *Euglena gracilis*, сопровождается синтезом АТФ (P : O=1.7).

Некоторые исследователи предполагают, что причиной экскреции гликолата является низкая активность гликолатдегидрогеназы в клетках водорослей, выращиваемых в среде, обогащенной CO_2 (Nelson, Tolbert, 1969; Codd et al., 1969). Однако последующие эксперименты не обнаружили связи между выделением гликолата и уровнем гликолатдегидрогеназной активности (Cooksey, 1971; Colman et al., 1974). Так, несмотря на то что количество фермента было достаточным для окисления всего образуемого гликолата, его выделение наблюдалось на всех стадиях клеточного цикла евглены (Codd, Merrett, 1971).

B. Colman и другие (1974) считают более вероятным механизмом, определяющим скорость экскреции гликолата, изменение активности карбоангидразы при различных условиях снабжения клеток водорослей CO_2. Высокие концентрации CO_2 подавляют синтез карбоангидразы (Graham et al., 1971). При переводе клеток водорослей с высокой концентрации CO_2 на низкую у них вследствие низкой активности карбоангидразы возникает дефицит CO_2 в центрах карбоксилирования и повышается pH, что приводит к усилению оксигеназной функции РДФК и образованию гликолата (Colman et al., 1974).

Таким образом, согласно представлениям Колмена, экскреция гликолата водорослями в большей степени обусловлена изменением скорости его синтеза, нежели скорости его окисления. Однако имеющиеся в литературе данные позволяют заключить, что метаболизация гликолата у водорослей, по-видимому, затруднена. Большой интерес для понимания возможной причины выделения гликолата у водорослей представляют, с нашей точки зрения, данные, которые свидетельствуют об ингибировании цикла Кребса глиоксилевой кислотой (Zelitch, Barber, 1960; Rufo et al., 1967; Davies, Ribereau-Gayon, 1969). Образование большого количества глиоксилевой кислоты в митохондриях, где локализована гликолатдегидрогеназа у водорослей, может вызывать торможение цикла Кребса (Sen, Town, 1974). Выделение избытка гликолата в среду, возможно, является механизмом, предохраняющим этот цикл от ингибирования глиоксилевой кислотой.

W. Bruin и другие (1970) считают, что лимитирующим звеном гликолатного метаболизма у водорослей является низкая скорость другой реакции, тоже протекающей в митохондриях, — реакции превращения двух молекул глицина в серин.

В ряде работ было показано, что одноклеточные водоросли имеют низкое значение углекислотного компенсационного пункта (УКП) (Brown, Tregunna, 1967; Вознесенский, 1968; Bunt, 1969; Cheng, Colman, 1974; Lloyd et al., 1977). Вместе с тем известно, что растениям с высокой скоростью фотодыхания присуще высокое значение УКП (Chollet, Ogren, 1975; Лайск, 1977). Вполне возможно, что низкий УКП у водорослей является следствием внутримитохондриальной локализации гликолатдегидрогеназы и связанного с этим выделения гликолата в среду. Так, S. Frederick и другие (1973) связывают низкий УКП у водорослей с наличием у них гликолатдегидрогеназы, поскольку, по их данным, у водорослей, окисляющих гликолат при участии гликолатоксидазы, УКП был близок к таковому у высших растений C_3-типа.

в. Высшие растения C_3-типа

Высшие растения C_3-типа, т. е. те, у которых ассимиляция CO_2 происходит при участии только цикла Кальвина, обнаруживают наиболее сложную организацию процесса фотодыхания. Частично она уже обсуждена в разделе «Биохимия фотодыхания».

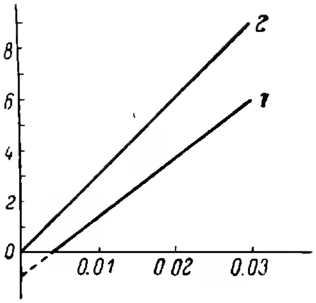
Эволюция фотодыхания шла, по всей вероятности, по пути совершенствования и полноты метаболизации гликолевой кислоты. Это достигалось посредством изменения компартментации отдельных звеньев процесса. Так, реакция окисления гликолата, протекающая у большей части изученных водорослей в митохондриях, у высших растений локализована в пероксисомах (Tolbert, 1971). При этом глиоксилат оказался изолированным от реакций цикла Кребса, для которых он является ингибитором. Для наземных растений, которые в отличие от водных не имеют возможности избавляться от избытка гликолата, выделяя его в окружающую среду, это обстоятельство, вероятно, имело немаловажное значение, обеспечивая нормальное функционирование митохондрий. Совершенствование пути и полнота утилизации гликолата имели следствием возвращение большей части его углерода в фотосинтетическое русло (см. раздел «Биохимия фотодыхания»).

Однако потери углерода, обусловленные фотодыханием, все-таки очень велики у растений с C_3-типом фиксации CO_2, достигая примерно 50% от того количества углерода, которое ассимилируется листьями в условиях, исключающих фотодыхание (Воскресенская, 1972; Osmond, Björkman, 1972; Chollet, Ogren, 1975; Чмора и др., 1976). Это несомненно свидетельствует о недостаточной адаптации процесса фотосинтеза у этих растений к тому соотношению O_2/CO_2, которое присуще современной атмосфере.

Вследствие конкуренции O_2 и CO_2 за РДФК и ее субстрат (Bowes et al., 1971; Bowes, Ogren, 1972; Andrews et al., 1973; Lorimer et al., 1973; Laing et al., 1974) фотосинтез падает, а фотодыхание усиливается при увеличении концентрации O_2 на фоне низкого содержания CO_2 (Forrester et al., 1966а, б; Downes, Hesketh, 1968; Osmond, Björkamn, 1972; Воскресенская, 1972; Cornic, 1976; Servaites, Ogren, 1978). По данным Лайска (1977), зависимость интенсивности фотодыхания от кислорода при концентрации CO_2, близкой к атмосферной, имеет линейный участок вплоть до 21%, а затем довольно резко переходит на плато, после чего скорость фотодыхания остается постоянной до 100% кислорода. Однако в ряде работ (Forrester et al., 1966а, б; Jackson, Volk, 1970;

Рис. 2. Зависимость фотосинтеза и фотодыхания от концентрации CO_2.

1 — интенсивность видимого фотосинтеза (21% O_2), *2* — интенсивность фотосинтеза при исключении фотодыхания (2% O_2). *По оси ординат* — интенсивность фотосинтеза, усл. ед.; *по оси абсцисс* — концентрация CO_2, об.%.



Chollet, Ogren, 1975) указывается, что фотодыхание не насыщается еще и при 100% содержании O_2.

Повышение концентрации CO_2 в воздухе снижает ингибирующий эффект O_2 на фотосинтез (Osmond, Björkman, 1972; Zelitch, 1975a, б; Чмора и др., 1976). Существует представление, что фотодыхание остается постоянным в пределах от 0 до 0.03% CO_2 (Zelitch, 1957a, б; Chollet, Ogren, 1975; Лайск, 1977), но относительная доля его в газообмене снижается вследствие возрастания скорости фотосинтеза с увеличением содержания CO_2 (Kumarasinghe et al., 1977).

Наглядное представление о влиянии концентрации CO_2 в пределах от 0 до 0.03% на скорость фотодыхания может дать график, представленный на рис. 2. Он вычерчен нами в соответствии с приведенными в разделе «Биохимия дыхания» данными о соотношении скоростей фотосинтеза и фотодыхания при 0.03% CO_2, 21% O_2 и 25° С. При этих условиях скорость выделения CO_2 в процессе фотодыхания, определенная экстраполяцией кривой зависимости фотосинтеза от концентрации CO_2 к нулевому ее значению (а также другими методами, см. выше), составляет $^1/_6$ от скорости видимого фотосинтеза. Кроме того, в соответствии с приведенными в этом разделе уравнениями, а также экспериментальными данными снижение скорости фотосинтеза за счет выделения CO_2 в процессе фотодыхания составляет только $^1/_3$ от скорости фотодыхания, остальные $^2/_3$ составляет подавление кислородом карбоксилирования РДФ.

На рис. 2 между осью абсцисс и прямой *1* расположена область, соответствующая видимому фотосинтезу, а между прямыми *1* и *2* — область, соответствующая фотодыханию. С увеличением концентрации CO_2 растет скорость не только фотосинтеза, но и фотодыхания. Однако последняя растет медленнее первой, поэтому повышение концентрации CO_2 приводит к снижению ингибирующего действия кислорода на фотосинтез (более высокие концентрации CO_2, возможно, снижают скорость фотодыхания — Zelitch, 1975б). В соответствии с приведенными данными в листьях табака и сахарной свеклы поступление C^{14} из $C^{14}O_2$ в серин и глицин слабо менялось в пределах от 0.005 до 0.03% CO_2 и сильно снижалось при дальнейшем увеличении ее концентрации (Snyder, Tolbert, 1974). Поступление метки в гликолат также снижалось при увеличении концентрации CO_2 с 0.03 до 0.1% (Osmond, Björkman, 1972). Высокие концентрации O_2 (Warburg, Krippahl, 1960; Bassham, Kirk, 1962; Voskresenskaya et al., 1970) и низкие концентрации CO_2 (Calvin et al., 1951; Robinson, Gibbs, 1974) способствуют синтезу гликолата.

Фотодыхание увеличивается с повышением температуры (Zelitch, 1966, 1973; Servaites, Ogren, 1978). R. Chollet, W. Ogren (1975) пришли к заключению, что с увеличением температуры скорость фотодыхания возрастает сильнее, чем скорость фотосинтеза. Изучение кинетических свойств РДФК показало, что при повышении температуры сродство фермента к CO_2 снижается, а к O_2 не изменяется, что приводит к усилению его оксигеназной функции и фотодыхания (Laing et al., 1974; Servaites, Ogren, 1978).

С увеличением интенсивности света фотодыхание растет пропорционально фотосинтезу (Chollet, Ogren, 1975; Лайск, 1977). По данным Лайска, световое насыщение фотодыхания наступает несколько раньше, чем видимого фотосинтеза. На плато световой кривой скорость фотодычании при 21% O_2 составляет около 30% от скорости истинного фотосинтеза, а на ее восходящем участке — около 45%.

Вследствие значительной потери углерода в процессе фотодыхания в аридных условиях, наиболее способствующих усилению этого процесса, преимущество получают растения с C_4-типом ассимиляции CO_2, характеризующиеся незначительной потерей углерода, связанной с фотодыханием (Björkman, 1973; Chollet, Ogren, 1975; Moore, 1978).

г. Высшие растения C_4-типа

Эволюция растений с C_4-типом фотосинтеза была направлена на усовершенствование снабжения углекислым газом ключевого фермента цикла Кальвина — РДФК, ответственного за процесс фотодыхания из-за наличия у него оксигеназной функции. У C_4-растений сформировалась CO_2-концентрирующая система (Hatch, 1971), состоящая из ряда ферментов, осуществляющих фиксацию CO_2 на фосфоэнолпирувате (ФЭП) с образованием C_4-кислот: щавелево-уксусной, яблочной и аспарагиновой, транспорт и декарбоксилирование двух последних в непосредственной близости от РДФК (Hatch, Slack, 1966; Slack et al., 1969; Карпилов и др., 1974). Результатом наличия этой системы являются лучшее обеспечение РДФК углекислым газом и подавление ее оксигеназной функции (Chollet, Ogren, 1972а, б). В ряде работ было показано, что у C_4-типа растений фотосинтез слабо зависит от содержания O_2 вплоть до 21% (Forrester et al., 1966б; Jackson, Volk, 1970; Osmond, Björkman, 1972; Воскресенская и др., 1974). Однако при концентрациях кислорода, превышающих атмосферную, листья типичного C_4-растения — кукурузы — обнаруживают явные признаки фотодыхания (Forrester et al., 1966а, б; Poskuta, 1969; Гришина и др., 1975; Gale, Tako, 1976).

Наличие пероксисом и ферментов гликолатного пути в ассимилирующих клетках C_4-растений (Tolbert et al., 1969; Hilliard et al., 1971; Liu, Black, 1972; Воскресенская, Ходжиев, 1973), поступление метки в интермедиаты гликолатного пути при ассимиляции $C^{14}O_2$ растениями C_4-типа (Osmond, Björkman, 1972; Chollet, Ogren, 1972б), а также значительное поглощение O_2^{18} листьями кукурузы во время активного фотосинтеза (Volk, Jackson, 1972) свидетельствуют о наличии при определенных условиях фотодыхания в листьях растений C_4-типа.

R. Chollet, W. Ogren (1972а, б) и Chollet (1973) исследовали влияние кислорода на фотосинтез изолированных клеток обкладки сосудистых пучков и мезофилла C_4-растений. Они показали, что у кукурузы в клетках обкладки, где локализованы ферменты цикла Кальвина, фотосинтез ингибируется кислородом (21 и 100%), причем ингибирование сопровождается усилением образования гликолата и снимается при увеличении концентрации CO_2. Авторы связывают действие кислорода с оксигеназной функцией РДФК, не проявляющейся в целых листьях вследствие наличия CO_2-концентрирующей системы, часть ферментов которой локализована в клетках мезофилла.

Нарушение работы CO_2-концентрирующей системы вызывается не только изоляцией двух типов фотосинтезирующих клеток C_4-растений — обкладочных и мезофильных, но также и превышающими атмосферную концентрациями O_2 (Chollet, 1973). Чувствительность к кислороду обнаружена у пируватфосфатдикиназы — фермента, локализованного в клетках мезофилла и входящего в CO_2-концентрирующую систему (Hatch, Slack, 1969; Chollet, 1973).

Действие кислорода на фотосинтез C_4-растений может проявляться также и через реакцию Мёлера. Она, вероятно, сильнее выражена в клетках мезофилла, так как в обкладке половина НАДФ восстанавливается за счет окисления малата. В хлоропластах обкладки, как и и в хлоропластах C_3-растений, образующаяся в реакции Мёлера перекись водорода может расходоваться на окисление либо двууглеродного фрагмента, переносимого транскетолазой, с образованием гликолата, либо глиоксилата с образованием CO_2 и формиата (рис. 1).

В хлоропластах же мезофилла у C_4-растений такой путь удаления перекиси водорода, образующейся при взаимодействии O_2 с электротранспортной цепью (ЭТЦ), невозможен из-за отсутствия в них цикла Кальвина (Slack et al., 1969; Карпилов и др., 1974). В работе Карпилова и Любимова (1977) показана возможность другого пути удаления перекиси водорода из хлоропластов мезофильных клеток кукурузы — посредством окисления ею оксалоацетата, который образуется в ФЭП-карбоксилазной реакции и обычно восстанавливается до малата. При окислении части оксалоацетата перекисью водорода образуется гликолат. Его метаболизация в клетках мезофилла, как и в обкладке, связана с наличием в них пероксисом и митохондрий (Tolbert et al., 1969; Hilliard et al., 1971; Liu, Black, 1972).

На основании имеющихся в литературе данных пока что трудно сказать определенно, какой путь образования гликолата является основным для C_4-растений, поскольку РДФК у них, по-видимому, надежно защищена от проявления ее оксигеназной функции при естественной концентрации O_2. Можно предположить, что значение того или иного пути синтеза гликолата определяется экологическими факторами. В целом скорость образования гликолата у них, по-видимому, невелика, потери углерода за счет фотодыхания очень незначительны, положение УКП приближается к нулевому значению (Lötsch, 1970; Volk, Jackson, 1972; Chollet, Ogren, 1975).

Обобщая имеющиеся в литературе данные, позволяющие обсудить эволюционный аспект фотодыхания, следует сказать, что фотодыхание, возникнув на определенном этапе развития атмосферы, когда соотношение O_2/CO_2 достигло уровня, достаточного для проявления оксигеназной функции РДФК, привело к синтезу большого количества гликолевой кислоты в фотосинтезирующих одноклеточных организмах: бактериях, про- и эукариотических водорослях. Последующая эволюция процесса фотодыхания шла как по пути усовершенствования и полноты использования гликолата в фотосинтезирующих клетках через компартментацию отдельных звеньев гликолатного цикла, так и по пути подавления оксигеназной функции РДФК посредством синтеза карбоангидразы — фермента, стабилизирующего pH и содержание CO_2 в хлоропластах C_3-типа растений. В аридных зонах, однако, потери углерода растениями в процессе фотодыхания, по-видимому, слишком велики. Адаптация к этим условиям привела к возникновению видов с системой энзимов, обеспечивающей концентрирование CO_2 вблизи РДФК и снизившей до минимума потери углерода на фотодыхание при существующем ныне в атмосфере соотношении O_2/CO_2 (суккуленты и C_4-виды растений).

Физиологическое значение фотодыхания

При рассмотрении физиологической роли фотодыхания целесообразно учитывать эволюционный аспект, так как эта роль несомненно должна была изменяться и усложняться в ходе эволюции фотосинтезирующих организмов от прокариотических фотоавтотрофов к водорослям, а затем к зеленым клеткам высших растений. Если у низших фотосинтетиков весь гликолат или какая-то его часть не используются и выбрасываются наружу, то в клетках высших растений происходит полная его утилизация с образованием многих полезных интермедиатов.

Связанная с фотодыханием экскреция гликолата, глиоксилата и глицина про- и эукариотическими одноклеточными фотосинтезирующими организмами могла сыграть существенную роль в развитии их экзо- и эндосимбиотических отношений с гетеротрофными организмами (Goldsworthy, 1969). Особое значение в эволюции эукариотических растительных организмов имели развитие эндосимбиозов между сине-зелеными водорослями и простейшими гетеротрофными одноклеточными жгутиковыми организмами (Margulis, 1970; Брода, 1978) и экзосимбиоз между водорослями и грибами (Хахина, 1973). Выделение гликолата хлоропластами и совершенствование его утилизации в клеточном метаболизме может рассматриваться как дальнейшее развитие эндосимбиоитных биохимических связей между хлоропластами — потомками сине-зеленых водорослей и остальной клеткой — бывшим хозяином эндосимбионтного организма (Goldswrthy, 1969).

В нормальных условиях интермедиаты гликолатного пути могут использоваться в основном клеточном метаболизме: азотном обмене, темновом дыхании, синтезе порфиринов и т. д. Так, глицин, вступая во взаимодействие с активированным сукцинатом, участвует в синтезе δ-аминолевулиновой кислоты — предшественника хлорофилла (Калер и др., 1977; Hendry, Stobart, 1977а, б; Klein, Senger, 1978). Во многих лабораториях достигнуты определенные успехи в исследовании предполагаемой взаимосвязи фотодыхания с азотным метаболизмом в листе (Андреева и др., 1975), в частности с редукцией нитратов (Lips, Avissor, 1972; Radin, 1973; Plaut, Littan, 1974).

L. Solomonson, A. Spehar (1977) приводят схему, обобщающую экспериментальные данные и демонстрирующую взаимодействие между фотодыханием и редукцией нитратов в клетках хлореллы.

В экстремальных условиях, которые способствуют закрыванию устьиц и приводят к торможению синтетических процессов в клетке, усиление фотодыхания, вызванное затруднением диффузии CO_2, по-видимому, играет защитную роль, отвлекая на себя избыток энергии и продуктов, образуемых на фотохимической стадии фотосинтеза, и этим обеспечивая сохранность от деструкции таких систем хлоропластов, как ферменты восстановительного углеродного цикла, компоненты ЭТЦ и светопоглощающий пигментный комплекс (Halliwell, 1977). Ряд авторов (Osmond, Björkman, 1972; Björkman, 1973; Cornic, 1976; Powles, Osmond, 1978) указывают на необходимость фотодыхания для поддержания нормальной функции хлоропластов при недостатке CO_2, а также при водном стрессе (Bunce, Miller, 1976). С такой концепцией согласуются результаты опытов, проведенных на хлорелле (Coombs, Whittingham, 1966), у которой в отсутствие CO_2, но при наличии кислорода радиоактивность из экзогенной глюкозы, меченой C^{14}, поступала при высокой интенсивности освещения в гликолевую кислоту и CO_2, а при слабом освещении — в полисахариды. Такой характер использования глюкозы свидетельствует о необходимости синтеза гликолата и его метаболизации в условиях высокой инсоляции и отсутствия CO_2 для сохранности фотосинтетического аппарата водоросли.

B. Lötsch (1970) связывает защитную роль фотодыхания с его регуляцией соотношения НАДФ/НАДФН в хлоропластах при недостаточном снабжении хлоропластов CO_2. На значение гликолат-глиоксилатного шунта в окислении НАДФН в хлоропластах указывают также N. Tolbert (1971) и П. А. Колесников и др. (1976).

Известно, что взаимодействие кислорода с компонентами ЭТЦ хлоропластов приводит к образованию перекиси водорода (Meheler, 1951; Allen, 1975; Miles, 1976), которая оказывает ингибирующее действие на фотосинтез (Kaiser, 1976; Allen, Whatley, 1978). Поступление части глиоксилевой кислоты, образующейся при окислении гликолата в пероксисомах, обратно в хлоропласты, где она окисляется неэнзиматически перекисью водорода с образованием формиата и CO_2 (рис. 1), видимо, имеет целью удаление перекиси и может рассматриваться как защитная реакция, связанная с фотодыханием.

Поскольку в процессе фотодыхания из двух молекул гликолата в конечном счете образуются молекулы глицерата и CO_2 (рис. 1), причем оба эти соединения при поступлении в хлоропласты обеспечивают функционирование углеродного цикла, Лайск (1977) предлагает рассматривать гликолатный путь как составную часть цикла Кальвина, позволяющую ему функционировать в обход реакции карбоксилирования при недостатке CO_2 и в присутствии кислорода.

В зеленой клетке достигается реассимиляция в цикле Кальвина до 90% углерода РДФ, окисляемого в оксигеназной реакции РДФК. Простой расчет показывает, что из 10 атомов углерода двух молекул РДФ в оксигеназной реакции образуются две молекулы фосфоглицерата и две — фосфогликолата, из которых в гликолатном цикле образуются молекулы CO_2 и фосфоглицерата. Таким образом, даже без учета возможности реассимиляции образовавшейся CO_2 в цикл Кальвина возвращаются девять атомов углерода из 10 в виде трех молекул фосфоглицерата. При этом на одну молекулу CO_2, выделяющуюся при превращении глицина в серин, образуется до трех молекул АТФ (Bird et al., 1972; Woo, Osmond, 1976, 1977). Энергетически фотодыхание менее эффективно, чем темновое дыхание (где АТФ : CO_2=6), однако образование АТФ в митохондриях за счет фотодыхания может иметь существенное значение для поддержания этих структур в условиях, когда отток триозофосфатов из хлоропластов затруднен из-за недостаточного обеспечения их CO_2.

Наличие тесной взаимосвязи фотодыхания с клеточным метаболизмом можно рассматривать как следствие адаптации высших растений к существующему ныне высокому отношению O_2/CO_2 в земной атмосфере. В результате этой адаптации для нормального развития как C_3- (Quebedeaux, Hardy, 1975), так и C_4- (Quebedeaux, Hardy, 1975; Höhler et al., 1976) видов растений стало необходимым содержание кислорода, превышающее потребности темнового дыхания (1% O_2) и соответствующее атмосферной концентрации (21% O_2).

Исследование действия низких концентраций O_2 на рост и образование репродуктивных органов у сои показало, что кислород влияет через фотодыхание на отток свежеобразованных ассимилятов из хлоропластов, на их включение в биосинтез вторичных продуктов и использование на формирование генеративных органов (Quebedeaux, Hardy, 1973, 1975; Quebedeaux, Giaquinta, 1978). При этом фотосинтез и рост вегетативной массы тормозятся атмосферной концентрацией O_2 и усиливаются при ее снижении (Бьёркман, 1972; Parkinson et al., 1974).

Из приведенных данных следует, что, несмотря на неблагоприятное действие фотодыхания на фотосинтез и вегетативный рост растений, по-видимому, нет серьезных оснований для ориентации сельскохозяйственной практики на ингибирование этого процесса, как это делается в некоторых работах (Zelitch, 1973, 1975а, б).

D. W. Vilson (1975), исследовав шесть генотипов *Lolium*, отличающихся по величине видимого фотодыхания и УКП, пришел к заключению, что показатели, связанные с фотодыханием, едва ли могут быть полезным критерием для селекции C_3-типа травянистых растений на продуктивность.

Вместе с тем несомненно, что изменение соотношения скорости фотосинтеза и фотодыхания в пользу первого процесса в результате применения каких-либо агротехнических приемов, например подкормки растений углекислотой (Чесноков, Степанова, 1955; Krenzer, Moss, 1975; Knecht, 1975), может быть полезным для увеличения продуктивности C_3-растений, особенно в условиях, приводящих к торможению фотосинтеза, например при снижении концентрации CO_2 ниже атмосферной (Меенсалу и др., 1976).

Увеличение концентрации CO_2 не приводит к существенному подавлению фотодыхания, но снижает его долю относительно процесса фотосинтеза (Osmond, Björkman, 1972; Snyder, Tolbert, 1974). По-видимому, с этим обстоятельством связано благоприятное действие повышенных концентраций CO_2 на развитие растений (Parkinson et al., 1974; Quebedeaux, Hardy, 1975), в то время как низкие концентрации O_2, подавляющие фотодыхание, угнетают их развитие (Quebedeaux, Hardy, 1973, 1975; Höhler et al., 1976; Quebedeaux, Giaquinta, 1978), что подтверждает концепцию об адаптированности растений к содержанию O_2 в воздухе.

ЛИТЕРАТУРА

Андреева Т. Ф., Т. А. Авдеева, С. Ю. Степаненко. 1975. Влияние азотного питания на активность гликолатоксидазы у растений бобов и кукурузы. Физиол. раст., 22, 3.

Бокина Р. М., Г. Г. Лысенко, Б. А. Рубин. 1974. Фотоокислительное декарбоксилирование органических кислот в хлоропластах и его связь с фотодыханием. Физиол. раст., 21, 3.

Брода Э. 1978. Эволюция биоэнергетических процессов. М.

Бьёркман О. 1972. Действие различных концентраций кислорода на рост в связи с фотосинтезом и фотодыханием. В кн.: Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. М.

Вознесенский В. Л. 1968. Об углекислотном компенсационном пункте газообмена у растений. Бот. ж., 53, 5.

Воскресенская Н. П. 1972. Регуляторное действие синего света на поглощение кислорода и метаболизм углерода у фотосинтезирующей клетки. В кн.: Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. М.

(Воскресенская Н. П., Дж. А. Вийл, Г. С. Гришина, Т. Р. Перник.) Voskresenskaya N. P., J. A. Viil, G. S. Grishina, T. R. Pärnik. 1970. Effect of oxygen concentration and light intensity on the distribution of labelled carbon in photosynthetic products in bean plants. Photosynthetica, 4, 1.

Воскресенская Н. П., М. А. Поляков, Л. Т. Карпушин. 1974. Влияние концентрации кислорода на CO$_2$-газообмен бобов и кукурузы. Физиол. раст., 21, 3.

Воскресенская Н. П., А. Х. Ходжиев. 1973. Последействие красного и синего света на активность гликолатоксидазы и глиоксилатаминотрансфераз у растений бобов и кукурузы. Физиол. раст., 20, 2.

Гришина Г. С., С. Малишевский, А. Франкевич, Ю. Поскута, Н. П. Воскресенская. 1975. Сравнительное действие красного и синего света на метаболизацию C^{14} у кукурузы при различных концентрациях кислорода. Физиол. раст., 22, 1.

Калер В. Л., Ю. Е. Клингер, А. В. Локтев, А. С. Вечер. 1977. Сопряжение метаболизма гликолата с биосинтезом хлорофилла в растениях. Физиол. раст., 24, 1.

Карпилов Ю. С., В. Ю. Любимов. 1977. Светозависимое окисление органических кислот хлоропластами кукурузы. ДАН СССР, 237, 5.

Карпилов Ю. С., О. Г. Малышев, В. М. Персанов, Л. Г. Кузнецова. 1974. Фотосинтетический углеродный метаболизм листьев кукурузы. В кн.: Фотосинтез кукурузы. Пущино-на-Оке.

Колесников П. А. 1977. Проблема фотодыхания в связи с продуктивностью растений. Прикл. биох. и микробиол., 13, 16.

Колесников П. А., С. В. Зорэ, Е. И. Петроченко. 1976. Окислительные пути образования 3-фосфоглицериновой кислоты в экстрактах из хлоропластов. ДАН СССР, 228, 4.

Лайск А. Х. 1977. Кинетика фотосинтеза и фотодыхания C$_3$-растений. М.

Максимова И. В., Е. С. Даль. 1975. Выделение гликолевой кислоты клетками *Chlorella pyrenoidosa*. Микробиол., 44, 6.

Максимова И. В., С. С. Камаева. 1978. Влияние концентрации кислорода и интенсивности света на фотосинтез и выделение органических веществ клетками *Chlorella pyrenoidosa* штамм 82, Науч. докл. высш. школы, Биол. науки, 3.

Меенсалу Л. Г., Х. И. Мяэталу, А. А. Паз, А. Х. Хийоп. 1976. Влияние оптимизации углекислотного режима воздуха на продуктивность тепличных культур. Вестн. с.-х. науки, 11.

Хахина Л. Н. 1973. Экспериментальные истоки учения о симбиогенезе (работы А. С. Фаминцина). В кн.: История и теория эволюционного учения. Л.

Чесноков В. А., А. М. Степанова. 1955. Удобрение растений углекислым газом. Л.

Чмора С. Н., Г. А. Слободская, А. А. Ничипорович. 1976. Ингибирование углекислотного газообмена C$_3$-растений кислородом в условиях высокой концентрации CO$_2$. Физиол. раст., 23, 25.

Allen J. Г. 1975. A two-step mechanism for the photosynthetic reduction of oxygen by ferredoxin. Biochem. Biophys. Res. Comm., 66, 1.

Allen J. F., F. K. Whatley. 1978. Effects of inhibitors of catalase on photosynthesis and on catalase activity in unwashed preparations of intact chloroplasts. Plant Physiol., 61, 6.

Andrews T. J., G. H. Lorimer, N. E. Tolbert. 1973. Ribulose diphosphate oxygenase. 1. Synthesis of phosphoglycolate by fraction-1 protein of leaves. Biochemistry, 12, 1.

Asami S., T. Akazawa. 1975. Biosynthetic mechanism of glycolate in *Chromatium*. 2. Enzymic mechanism of glycolate formation by a transketolase system. Plant Cell Physiol., 16, 5. — 1976. Biosynthetic mechanism of glycolate in *Chromatium*. 3. Effects of α-hydroxy-2-pyridinemethanesulfonate, glycidate and cyanide on glycolate excretion. Plant Cell Physiol., 17, 6.

Asami S., T. Takabe, T. Akazawa. **1977**. Biosynthetic mechanism of glycolate in *Chromatium*. 4. Glycolate-glycine transformation. Plant Cell Physiol., 18, 1.

Badger M., T. Andrews. **1974**. Effects of CO_2, O_2 and temperature on a highaffinity form of ribulose diphosphate carboxylase-oxygenase from spinach. Biochem. Biophys. Res. Comm., 60, 1.

Bassham J. A., M. R. Kirk. **1962**. The effect of oxygen on the reduction of CO_2 to glycolic acid and other products during photosynthesis by *Chlorella*. Biochem. Biophys. Res. Comm., 9, 5. — **1973**. Sequence of formation of phosphoglycolate and glycolate in photosynthesizing *Chlorella pyrenoidosa*. Plant Physiol., 52, 5.

Beezley B. B., P. J. Gruber, S. E. Frederick. **1976**. Cytochemical localization of glycolate dehydrogenase in mitochondria of *Chlamydomonas*. Plant Physiol., 58, 3.

Benson A. A., M. Calvin. **1950**. The path of carbon in photosynthesis. J. Exp. Bot., 1, 1.

Bird I. F., M. J. Cornelius, A. J. Keys, C. P. Whittingham. **1972**. Oxidation and phosphorylation associated with the conversion of glycine to serine. Phytochemistry, 11, 5.

Björkman O. **1973**. Comparative studies on photosynthesis in higher plants. In: Photophysiology. Current topics in photobiology and photochemistry. YIII. N. Y.— London.

Bowes G., W. L. Ogren. **1972**. Oxygen inhibition and other properties of soybean ribulose 1,5-diphosphate carboxylase. J. Biol. Chem., 247, 7.

Bowes G., W. L. Ogren, R. H. Hageman. **1971**. Phosphoglycolate production catalysed by ribulose diphosphate carboxylase. Biochem. Biophys. Res. Comm., 45, 3.

Brown D. L., E. B. Tregunna. **1967**. Inhibition of respiration during photosynthesis by some algae. Canad. J. Bot., 45, 7.

Bruin W. J., E. B. Nelson, N. E. Tolbert. **1970**. Glycolate pathway in green algae. Plant Physiol., 46, 3.

Bunce J. A., L. N. Miller. **1976**. Differential effects of water stress on respiration in the light in woody plants from wet and dry habitats. Canad. J. Bot., 54, 21.

Bunt J. S. **1969**. The CO_2 compensation point, Hill activity and photorespiration. Biochem. Biophys. Res. Comm., 35, 5.

Calvin M., J. A. Bassham, A. A. Benson, H. V. Lynch, C. Quellet, L. Schou. **1951**. Carbon dioxide assimilation in plants. Sympos. Soc. Exp. Biol., 5.

Canvin D. T., H. Fock. **1972**. Measurement of photorespiration. In: Methods in Enzymol., 24.

Cheng K. H., B. Colman. **1974**. Measurements of photorespiration in some microscopic algae. Planta, 115, 3.

Cheng K. H., A. G. Miller, B. Colman. **1972**. An investigation of glycolate excretion in two species of blue-green algae. Planta, 103, 2.

Chollet R. **1973**. The effect of oxygen on $^{14}CO_2$ fixation in mesophyll cells isolated from *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop. leaves. Biochem. Biophys. Res. Comm., 55, 3. — **1977**. The biochemistry of photorespiration. Trends in Biochem. Sci., 2, 7.

Chollet R., W. L. Ogren. **1972a**. Oxygen inhibits maize bundle sheath photosynthesis. Biochem. Biophys. Res. Comm., 46, 6. — **1972б**. The Warburg effect in maize bundle sheath photosynthesis. Biochem. Biophys. Res. Comm., 48, 3. — **1975**. Regulation of photorespiration in C_3 and C_4 species. Bot. Rev., 41, 2.

Codd G. A., J. M. Lord, M. J. Merrett. **1969**. The glycolate oxidising enzyme of algae. FEBS Lett., 5, 5.

Codd G. A., M. J. Merrett. **1971**. The regulation of glycolate metabolism in division synchronized culture of *Euglena*. Plant Physiol., 47, 5.

Codd G. A., A.-K. J. Sallal. **1978**. Glycolate oxydation by thylakoids of the cyanobacteria *Anabaena cylindrica*, *Nostoc muscorium* and *Chlorogloea fritschii*. Planta, 132, 2.

Collins N., R. H. Brown, M. J. Merrett. **1975**. Oxidative phosphorylation during glycolate metabolism in mitochondria from phototrophic *Euglena gracilis*. Biochem. J., 150, 3.

Colman B., A. G. Miller, B. Grodzinski. **1974**. A study of the control of glycolate excretion in *Chlorella*. Plant Phyisol., 53, 3.

Cooksey E. **1971**. Glycolate-dichlorophenolindophenol oxidoreductase in *Chlamydomonas reinhardtii*. Plant Physiol., 48, 3.

Coombs J., C. P. Whittingham. **1966**. The mechanism of inhibition of photosynthesis by high partial pressures of oxygen in *Chlorella*. Proc. Roy. Soc., B164, 996.

Cornic G. **1976**. Effect exercé sur l'activité photosynthétique du *Sinapis alba* L. par une inhibition temporaire de la photorespiration se déroulant dans un air sans CO_2. C. r. Acad. Sci., D282, 22.

Coughlan S. **1977**. Glycolate metabolism in *Thallassiosira pseudonana*. J. Exp. Bot., 28, 102.

Davies D. D., G. Ribereau-Gayon. **1969**. Inhibition of Krebs cycle by glyoxilic acid. Phytochemistry, 8, 7.

Decker I. P. **1955**. A rapid postillumination deceleration of respiration in green leaves. Plant Physiol., 30, 1.

Döhler G. 1974. Photosynthetische Carboxylierungsreaktionen synchron kultivierter *Chlorella vulgaris*. Zs. Pflanzenphysiol., 73, 4.

Döhler G., R. Koch. 1972. Die Wirkung monochromatischen Lichts auf die extracelluläre Glykolsäure-Ausscheidung und die Lichtatmung bei der Blaualge *Anacystis nidulans*. Planta, 105, 4.

Döhler G., K. R. Przybylla. 1973. Einfluss der Temperatur auf die Lichtatmung der Blaualge *Anacystis nidulans*. Planta, 110, 2.

Downes R. W., I. D. Hesketh. 1968. Enhanced photosynthesis at low O_2 concentrations; differential response of temperate and tropical grasses. Planta, 78, 1.

Eickenbusch J. D., R. Scheibe, E. Beck. 1975. Activated glykolaldehyde and ribulose diphosphate as carbon sources for oxidative glycolate formation in chloroplasts. Zs. Pflanzenphysiol., 75, 4.

Forrester M. L., G. Krotkov, C. D. Nelson. 1966a. Effect of oxygen on photosynthesis, photorespiration and respiration in detached leaves. 1. Soybean. Plant Physiol., 41, 3. — 1966б. Effect of oxygen on photosynthesis, photorespiration and respiration in detached leaves. 2. Corn and other monocotyledons. Plant Physiol., 41, 3.

Frederick S. E., P. J. Gruber, N. E. Tolbert. 1973. The occurence of glycolate dehydrogenase and glycolate oxidase in green plants. An evolutionary survey. Plant Physiol., 52, 4.

Gale I., T. Tako. 1976. Response of *Zea mays* and *Phaseolus vulgaris* to supra-atmospheric concentrations of oxygen. Photosynthetica, 10, 1.

Goldsworthy A. 1969. Riddle of photorespiration. Nature, 224, 1. — 1970. Photorespiration. Bot. Rev., 36, 4.

Graham D., C. A. Atkins, M. L. Reed, D. D. Patterson, R. M. Smillie. 1971. Carbonic anhydrase, photosynthesis and light-induced pH changes. In: Photosynthesis and photorespiration. N. Y.

Grodzinski B., B. Colman. 1970. Glycolic acid oxidase activity in cellfree preparations of blue-green algae. Plant Physiol., 45, 6. — 1975. The effect of osmotic stress on the oxidation of glycolate by the blue-green alga *Anacystis nidulans*. Planta, 124, 2.

Halliwell B. 1976. Photorespiration. FEBS Lett., 64, 2. — 1977. A personal assesment of the current state of knowledge of photorespiration and C_4 metabolism. In: Proc., 4 Int. Congr. Photosynthesis. London.

Han T.-W., J. H. Eley. 1973. Glycolate excretion by *Anacystis nidulans*: Effect of HCO concentration, oxygen concentration and light intensity. Plant Cell Physiol., 14, 2.

Hatch M. D. 1971. The C_4-pathway of photosynthesis. Evidence for an intermediate pool of CO_2 and the identity of the donor C_4-dicarboxylic acid. Biochem. J., 125, 2.

Hatch M. D., C. R. Slack. 1966. Photosynthesis by sugar-cane leaves. Biochem. J., 101, 1. — 1969. Studies on the mechanism of activation and inactivation of pyruvate, phosphate dikinase. A possible regulatory role for the enzyme in the C_4 dicarboxylic acid pathway of photosynthesis. Biochem. J., 112, 5.

Hendry G. A., A. K. Stobart. 1977a. Glycine metabolism and chlorophyll synthesis in barley leaves. Phytochemistry, 16, 10. — 1977б. Glycine metabolism in etiolated barley leaves on exposure to light. Phytochemistry, 17, 1.

Hilliard J. H., V. E. Gracen, S. H. West. 1971. Leaf microbodies and catalase localization in plants differing in their photosynthetic carbon pathways. Planta, 97, 2.

Höhler T., R. Grothus, H. Schaub, K. Egle. 1976. Über den Einfluss des Sauerstoffs auf Stoffproduktion und tagesperiodische Schwankungen der CO_2-Aufnahme. 2. Trockengewichtszunahme, Nettophotosynthese und Transpiration von *Amaranthus paniculatus* und *Zea mays* bei Anzucht unter 4% Sauerstoff in Vergleich zu normal Luft. Photosynthetica, 10, 1.

Ingle R. M., B. Colman. 1976. The relationship between carbonic anhydrase activity and glycolate excretion in the blue-green alga *Coccochloris peniocystis*. Planta, 128, 3.

Jackson W. A., R. J. Volk. 1970. Photorespiration. Ann. Rev. Plant Physiol., 21.

Kaiser W. 1976. The effect of hydrogen peroxide on CO_2 fixation of isolated intact chloroplasts. Biochim. Biophys. Acta, 440, 3.

Kisaki T., N. Yoshida, A. Imai. 1971. Glycine decarboxylase and serine formation in spinach leaf mitochondrial preparation with reference to photorespiration. Plant Cell Physiol., 12, 2.

Klein O., H. Senger. 1978. Two biosynthetic pathways to δ-aminolevulinic acid in a pigment mutant of the green alga *Scenedesmus obliquus*. Plant Physiol., 62, 1.

Knecht G. N. 1975. Response of radish to high CO_2. Hort. Sci., 10, 3.

Krenzer E. G., D. N. Moss. 1975. Carbon dioxide enrichment effects upon yield and yield components in wheat. Crop Sci., 15, 1.

Kumarasinghe K. S., A. J. Keys, C. P. Whittingham. 1977. The flux of carbon through the glycolate pathway during photosynthesis by wheat leaves. J. Exp. Bot., 28, 107.

Laing W. A., W. L. Ogren, R. H. Hageman. **1974**. Regulation of soybean net photosynthetic CO_2 fixation by the interaction of CO_2, O_2 and ribulose-1,5-diphosphate carboxylase. Plant Physiol., 54, 5.

Lips S. H., Y. Avissor. **1972**. Plant-leaf microbodies as the intra-cellular site of nitrate reductase and nitrite reductase. Eur. J. Biochem., 29, 1.

Liu A. V., C. C. Black. **1972**. Glycolate metabolism in mesofill cells and bundle sheath cells Isolated from erabgrass, *Digitaria sanguinalis* P. Scop. leaves. Arch. Biochem. Biophys., 149, 1.

Lloyd N. D. H., D. T. Canvin, D. A. Culver. **1977**. Photosynthesis and Photorespiration in algae. Plant Physiol., 59, 5.

Lord J. M., M. J. Merrett. **1970**. The pathway of glycolate utilization in *Chlorella pyrenoidosa*. Biochem. J., 117, 5.

Lorimer G. H., T. J. Andrews, N. E. Tolbert. **1973**. Ribulose diphosphate oxygenase. 2. Further proof of reaction products and mechanism of action. Biochemistry, 12, 1.

Lorimer G. H., Krause G. H., J. A. Berry. **1977**. The incorporation of ^{18}O oxygen glycolate by intact isolated chloroplasts. FEBS Lett., 78, 2.

Lorimer G. H., K. C. Woo, J. A. Berry, C. B. Osmond. **1977**. The C_2 photorespiratory carbon oxidation cycle in leaves of higher plants: pathway and consequences. In: Proc. 4 Int. Congr. Photosynthesis. London.

Lötsch B. **1970**. Lichtatmung und photosynthetische Primärreaktionen. Ihr Verständnis aus der evolutionären Entstehung. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 83, 2.

Margulis L. **1970**. Origin of eukaryotic cells. New Haven—London.

McFadden B. A. **1974**. The oxygenase activity of ribulose-1,5-hisphosphate carboxylase from *Rhodospirillum rubrum*. Biochem. Biophys. Res. Comm., 60, 1.

Meheler A. H. **1951**. Studies on reactions of illuminated chloroplasts. 1. Mechanism of the reduction of oxygen and other Hill reagents. Arch. Biochem. Biophys., 33, 1.

Miles C. D. **1976**. Manganese stimulation of oxygen consumption in chloroplasts with dibromothymoquinone. FEBS Lett., 61, 2.

Miller A. G., K. H. Cheng, B. Colman. **1971**. The uptake and oxidation of glycolic acid by blue-green algae. J. Phycol., 7, 2.

Miller R. M., C. M. Meyer, H. A. Tanner. **1963**. Glycolate excretion and uptake by *Chlorella*. Plant Physiol., 38, 2.

Miyachi S., K. Okade. **1976**. Oxygen enhancement of photosynthesis in *Anacystis nidulans* cells. Plant Cell Physiol., 17, 5.

Moore A. L., C. Jackson, B. Halliwell, J. E. Dench, D. O. Hall. **1977**. Intramitochondrial localization of glycine decarboxylase in spinach leaves. Biochem. Biophys. Res. Comm., 78, 2.

Moore P. D. **1978**. When C_4 plants do best. Nature, 272, 5652.

Nelson E. B., N. E. Tolbert. **1969**. The regulation of glycolate metabolism in *Chlamydomonas reinhardtii*. Biochim. Biophys. Acta, 184, 2. — **1970**. Glycolate dehydrogenase in green algae. Arch. Biochem. Biophys., 141, 1.

Norris L., R. E. Norris, M. Calvin. **1955**. A survey of the rates and products of short-term photosynthesis in plants of nine phyla. J. Exp. Bot., 6, 1.

Osmond C. B., O. Björkman. **1972**. Effects of O_2 on photosynthesis. Simultaneous measurements of oxygen effects on net photosynthesis and glycolate metabolism in C_3 and C_4 species of *Atriplex*. Carnegie Inst. Year Book, 71. Standford.

Parkinson K. J., H. L. Penman, E. B. Tregunna. **1974**. Growth of plants in different oxygen concentrations. J. Exp. Bot., 25, 84.

Patterson C. O. P., J. Mayers. **1973**. Photosynthetic production of hydrogen peroxide by *Anacystis nidulans*. Plant Physiol., 51, 1.

Paul J. S., C. W. Sullivan, B. E. Volcani. **1975**. Photorespiration in diatoms. Mitochondrial glycolate dehydrogenase in *Cylindrotheca fusiformis* and *Nitzschia alba*. Arch. Biochem. Biophys., 169, 1.

Paul J. S., B. E. Volcani. **1975**. Photorespiration in diatoms. 3. Glycolate: cytochrome *c* reductase in the diatom *Cylindrotheca fusiformis*. Plant Sci., Lett., 5, 4. — **1976**. A mitochondrial glycolate: cytochrome *c* reductase in *Chlamydomonas reinhardtii*. Planta, 129, 1.

Plaut Z., A. Littan. **1974**. Interaction between photosynthetic CO_2 fixation products and nitrate reduction in spinach and wheat leaves. In: Proc. 3 Int. Congr. Photosynthesis, 2. Rehovot.

Poskuta J. **1969**. Photosynthesis, respiration and postillumination fixation of CO_2 by corn leases as influenced by light and O_2 concentration. Physiol. Plant., 22, 1.

Powles S. B., C. B. Osmond. **1978**. Inhibition of the capacity and efficiency of photosynthesis in bean leaflets illuminated in CO_2-free atmosphere at low oxygen. A possible role for photorespiration. Aust. J. Plant Physiol., 5, 5.

Quebedeaux B., R. T. Giaquinta. **1978**. Oxygen effects on metabolite distribution of $^{14}CO_2$-derived assimilates in developing soyhean seeds. Plant Physiol. (Suppl.), 61, 4.

Quebedeaux B., R. W. F. Hardy. **1973**. Oxygen as a new factor controlling reproductive growth. Nature, 243, 5408. — **1975**. Reproductive growth and dry matter production of *Glycine max* (L.) Merr. in response to oxygen concentration. Plant Physiol., 55, 1.

Radin J. W., **1973**. In vivo assey of nitrate reductase in cotton leaf discs. Effect of oxygen and ammonium. Plant Physiol., 51, 2.

Robinson J. M., M. Gibbs. 1974. Photosynthetic intermediates, the Warburg effect, and glycolate synthesis in isolated spinach chloroplasts. Plant Physiol., 53, 6.

Ruffo A., E. Testa, A. Adinolfi, G. Pelizza, R. Moratti. 1967. Control of the citric acid cycle by glyoxylate. Mechanism of the inhibition by oxalomalate and γ-hydroxy+α-oxyglutarate. Biochem. J., 103, 1.

Sen N., N. Town. 1974. Glycolate in algae metabolism. Plant Physiol. (Suppl.), 53, 5.

Servaites J. C., W. L. Ogren. 1978. Oxygen inhibition of photosynthesis and stimulation of photorespiration in soybean leaf cells. Plant Physiol., 61, 1.

Shain Y., M. Gibbs. 1971. Formation of glycolate by a reconstituted spinach chloroplasts system. Plant Physiol., 48, 3.

Slack C. R., M. D. Hatch, D. J. Goodchild. 1969. Distribution of enzymes in mesophyll and parenchyma-sheath chloroplasts of maize leaves in relation to the C_4-dicarboxylic acid pathway of photosynthesis. Biochem. J., 114, 4.

Snyder F. W., N. E. Tolbert. 1974. Effect of CO_2 concentration on glycine and serine formation during photorespiration. Plant Physiol., 53, 3.

Solomonson L. P., A. M. Spehar. 1977. Model for the regulation of nitrate assimilation. Nature, 265, 5592.

Takabe T., T. Akazawa. 1973. Oxidative formation of phosphoglycolate from ribulose-1,5-diphosphate catalysed by *Chromatium* ribulose-1,5-diphosphate carboxylase. Biochem. Biophys. Res. Comm., 53, 4.

Tolbert N. E. 1971. Microbodies-peroxisomes and glyoxysomes. Ann. Rev. Plant Physiol., 22.

Tolbert N. E., A. Oeser, R. K. Yamazaki, R. H. Hageman, T. Kisaki. 1969. A survey of plants for peroxisomes. Plant Physiol., 44, 1.

Volk R. J., W. A. Jackson. 1972. Photorespiratory phenomena in maize. Plant Physiol., 49, 2.

Warburg O., G. Krippahl. 1960. Glykolsärebildung in *Chlorella*. Zs. Naturforsch., 15b, 3.

Watt W. D., G. E. Fogg. 1966. The kinetics of extracellular glycolate production by *Chlorella pyrenoidosa*. J. Exp. Bot., 17, 50.

Wilson D. 1975. Variation in leaf respiration in relation to growth and photosynthesis of *Lolium*. Ann. Appl. Biol., 80, 3.

Woo K. C., C. B. Osmond. 1976. Glycine decarboxylation in mitochondria isolated from spinach leaves. Aust. J. Plant Physiol., 3, 6. — 1977. Intramitochondrial localization and propertie of glycine decarboxylation and serine synthesis in plant leaves. Plant Physiol. (Suppl.), 59, 6.

Zelitch I. 1966. Increased rate of net photosynthetic carbon dioxide uptake caused by the inhibition of glycolate oxydase. Plant Physiol., 41, 10. — 1971. Photosynthesis, photorespiration and plant productivity. N. Y. — 1972. The photooxidation of glyoxylate by envelope-free spinach chloroplasts and its relation to photorespiration. Arch. Biochem. Biophys., 150, 2. — 1973. Plant productivity and the control of photorespiration. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 70, 2. — 1975a. Improving the efficiency of photosynthesis. Science, 188, 4188. — 1975. Pathways of carbon fixation in green plants. Ann. Rev. Biochem., 44.

Zelitch I., G. A. Barber. 1960. Oxydative phosphorylation and glycolate oxidation by particles from spinach leaves. Plant Physiol., 35, 2.

Ленинградский государственный университет. Получено 28 IV 1978.

УДК 581.132 : 581.12 : 581.162.1

О. В. Заленский, Е. К. Зубкова, Н. С. Мамушина,
Л. А. Филиппова

К ВОПРОСУ О ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ ФОТОСИНТЕЗА И ДЫХАНИЯ В АССИМИЛИРУЮЩЕЙ КЛЕТКЕ.

1. ИССЛЕДОВАНИЯ ГЛИКОЛИЗА И ЦИКЛА КРЕБСА НА СВЕТУ И В ТЕМНОТЕ В КЛЕТКАХ ХЛОРЕЛЛЫ

O. V. ZALENSKY, E. K. ZUBKOVA, N. S. MAMUSHINA, L. A. FILIPPOVA. ON THE RELATIONSHIPS BETWEEN PHOTOSYNTHESIS AND RESPIRATION IN THE ASSIMILATING CELL. 1. A STUDY IN THE GLYCOLISIS AND KREBS CYCLE IN THE LIGHT AND DARK CONDITIONS IN *CHLORELLA* CELLS

В условиях, оптимальных для фотосинтеза, исследовалось окисление введенных в среду стерильной культуры хлореллы меченых глюкозы, яблочной и пировиноградной кислот. Обнаружено, что при окислении глюкозы на свету выделяется меньше $C^{14}O_2$, чем в темноте. Рассматриваются различные возможности интерпретации этого факта. Поскольку реассимиляция выделенной при дыхании углекислоты не превышает 4—8% от общего ее количества, делается вывод об ингибировании дыхания на свету.

При окислении малата и пирувата на свету и в темноте выделяется одинаковое количество $C^{14}O_2$. Это означает, что цикл Кребса на свету и в темноте функционирует с одинаковой скоростью и, следовательно, ингибированным звеном дыхания на свету является гликолиз.

Старый вопрос о том, как происходит дыхание в ассимилирующих клетках растений на свету, снова приобрел актуальность, когда фотосинтез и темновое дыхание стали рассматривать как процессы, не только противоположные по газообмену и метаболизму, но и тесно взаимосвязанные, снабжающие клетку энергией и метаболитами (Raven, 1972, 1976; Заленский, 1977). Сейчас делаются попытки оценить вклад каждого из этих процессов во внутриклеточную работу, поэтому особенно важно знать, как происходит дыхание на свету при одновременно осуществляющемся процессе фотосинтеза.

Существуют разные мнения относительно влияния света на отдельные звенья темнового дыхания. На основании данных, полученных на листьях махорки и кукурузы, высказывается мнение, что свет не влияет на гликолитический путь дыхания (Степанова, Баранова, 1972). Вместе с тем в других исследованиях обнаружено ингибирование гликолиза на свету. Такие данные получены на мутантах одноклеточных водорослей и на протопластах из клеток мезофилла кукурузы и проса (Kandler, Haberer-Liesenkötter, 1963; Hirt, Tanner, 1971; Hirt et al., 1971; Карпилов и др., 1977, 1978). Считают, что механизм подавления гликолиза светом состоит в том, что два фермента гликолиза — фосфофруктокиназа и пируваткиназа — ингибируются избытком АТФ, который создается в результате фотофосфорилирования.

Влиянию света на цикл Кребса также посвящено несколько работ (Graham, Walker, 1962; Marsh et al., 1965; Raven, 1972; Степанова, Баранова, 1972; Chapman, Graham, 1974; Карпилов и др., 1976; Шумилова и др., 1976; Верхотурова и др., 1978).

В этих работах единодушно высказывается мнение, что цикл Кребса функционирует на свету с такой же скоростью, как и в темноте. Следует подчеркнуть, что большинство этих работ было выполнено на листьях растений или на мутантах одноклеточных водорослей. В листьях, кроме автотрофных клеток, присутствуют гетеротрофные, на дыхание которых свет может влиять иначе, чем на дыхание автотрофных клеток. Например, подток ассимилятов стимулирует дыхание проводящих пучков (Туркина, Дубинина, 1954), и если измерения дыхания проводятся на целом листе, то это может быть интерпретировано как стимуляция дыхания листа на свету. В тех случаях, когда работа проводилась на изолированных клетках или мутантах водорослей, дефектных по I или II фотосистемам, они были способны осуществлять фотофосфорилирование, но не весь процесс фотосинтеза. В этих опытах можно было исследовать только некоторые стороны энергетических, но не метаболитических взаимоотношений фотосинтеза и дыхания.

Задача настоящей работы состояла в том, чтобы выяснить, как функционируют гликолиз и цикл Кребса на свету в условиях интенсивного фотосинтеза. Для этого была использована стерильная культура хлореллы, содержащая только автотрофные клетки. Экспериментальный подход, как и в большинстве цитированных выше работ, состоял в изучении окисления экзогенных меченых субстратов гликолиза и цикла Кребса на свету и в темноте. Об интенсивности окисления этих субстратов судили по радиоактивности конечного продукта окисления — меченой углекислоты. Роль пентозофосфатного шунта в окислении глюкозы у автотрофно выращенных клеток хлореллы мала (Devlin, Galloway, 1968), поэтому он исключался из рассмотрения.

Материал и методика

Объектом исследования служила стерильная культура хлореллы (*Chlorella vulgaris* Beijer, штамм № 4 по коллекции ЛГУ). Водоросли выращивали в условиях накопительной культуры при 12-часовом освещении (35 тыс. лк) на разбавленной среде Тамийя (1 : 4) при концентрации CO_2 1% и температуре около 25°. Стерильность культуры проверяли как в процессе выращивания водорослей, так и при постановке опытов. Опыты проводили на пятый день роста культуры, когда фотосинтез в расчете на клетку достигал максимальных значений.

Субстрат дыхания давали клеткам экзогенно, поэтому было известно, на каком этапе он включается в дыхательный процесс. Равномерно меченая глюкоза служила субстратом гликолиза и цикла Кребса. В качестве субстрата только цикла Кребса вводили в среду меченые малат и пируват. Была подобрана такая концентрация этих соединений (0.002%), которая не оказывала влияния на фотосинтез, измеренный по $C^{14}O_2$, и на дыхание клеток хлореллы, определяемое манометрически.

Радиоактивность всех использованных меченых веществ была 0.25 мКюри на 200 мл суспензии при плотности 100 млн клеток/мл. Преинкубация клеток с мечеными субстратами проводилась на рассеянном свету и продолжалась 1, 10, 30 мин. Затем часть клеток экспонировали на свету той же интенсивности, что и при выращивании (35 тыс. лк), другую часть помещали в темноту. Через суспензию в обоих вариантах продували воздух, содержащий 1% CO_2, со скоростью 30 л/ч. Таким образом, условия для фотосинтеза были близки к оптимальным. Выделенную при дыхании углекислоту поглощали 20% NaOH в системе последовательных поглотителей, обеспечивающих полное поглощение углекислоты. Суммарный объем щелочи в них составлял 150—200 мл.

Для того чтобы исследовать роль реассимиляции выделенной при дыхании углекислоты, в систему вслед за камерой, содержащей хлореллу с мечеными субстратами дыхания, вводили камеру с исходной суспензией хлореллы. Таким образом, при продувании воздуха через систему выделенная при дыхании клеток в первой камере $C^{14}O_2$ поглощалась водорослями во второй камере, а оставшаяся углекислота поступала в систему поглотителей со щелочью. По радиоактивности клеток хлореллы во второй камере можно было судить о реассимиляции на свету выделенной при дыхании углекислоты.

Экспозиция на свету и в темноте продолжалась 10, 30, 60 и 120 мин. По окончании экспозиции отбирали небольшой объем суспензии клеток и после тщательного отмывания от среды клетки фиксировали на мембранных фильтрах. Просчет радиоактивности клеток хлореллы проводили жидкостно-сцинтилляционным методом с использованием толуола на приборе системы Изокап-300 (Марк 2). Более подробно методика определения радиоактивности этим методом описана ранее (Филиппова и др., 1977).

Была проведена специальная работа по усовершенствованию метода просчета радиоактивности $C^{14}O_2$, выделенной в процессе дыхания и поглощенной щелочью. Сложность состояла в том, что в 10 мл используемого нами толуолового сцинтиллятора можно вносить лишь очень небольшие объемы водных растворов (максимально 0.14 мл), поэтому взятая для просчета проба представляла лишь очень маленькую часть общего объема щелочи и метод был мало чувствителен. Для того чтобы иметь возможность анализировать больший объем щелочного раствора, мы переводили растворенный в нем карбонат натрия в карбонат бария (добавлением $BaCl_2$). Осадки $BaC^{14}O_3$ промывали на фильтрах горячей водой до нейтральной реакции. Высушенные осадки просчитывали на фильтрах в обычном толуоловом сцинтилляторе. 5—10 мл исходного раствора было достаточно, чтобы параллельные пробы отличались лишь на 1—2%. Методика была проверена на растворе карбоната натрия с известной радиоактивностью. Оказалось, что полученные величины радиоактивности отличались от паспортных максимум на 10%.

Всего было проведено 12 опытов с разными концентрациями глюкозы и разным временем преинкубации клеток на глюкозе, 5 опытов с малатом и 2 опыта с пируватом.

На основании результатов двух или трех опытов вычислялись средние арифметические величины и средняя ошибка определений радиоактивности клеток или карбоната бария. Если отклонения от среднего перекрываются (как в случае окисления малата и пирувата), величины рассматриваются как тождественные.

Результаты и обсуждение

Прежде всего остановимся на характере поглощения глюкозы-C^{14} клетками хлореллы на свету и в темноте (рис. 1, 2). Как правило, поглощение глюкозы было больше на свету, чем в темноте. Напротив, выделение $C^{14}O_2$ было значительно меньше на свету, чем в темноте (рис. 3, 4). Разница между темновым и световым выделением углекислоты возрастала во времени и сохранялась при всех условиях постановки опытов.

Имеются по крайней мере три возможности объяснить, почему выделение $C^{14}O_2$ больше в темноте.

1. На свету и в темноте дыхание одинаково, но углекислота, выделяющаяся в темноте, имеет бо́льшую удельную активность. Это может быть следствием того, что большая часть поглощенной глюкозы в темноте остается в дыхательном фонде, а на свету превращается в вещества, не являющиеся дыхательными субстратами, или уходит в клеточные компартменты, в которых она недоступна окислению. Окисление разных дыхательных субстратов на свету и в темноте также может быть причиной выделения углекислоты с различающейся удельной радиоактивностью.

2. Дыхание на свету и в темноте одинаково, но на свету происходит реассимиляция выделенной углекислоты.

3. Дыхание на свету ингибировано.

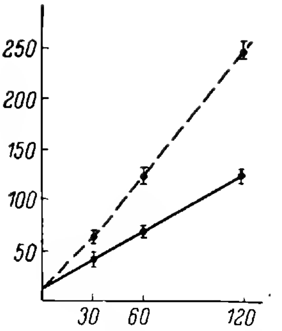


Рис. 1. Поглощение глюкозы-C^{14} на свету и в темноте клетками хлореллы (среднее из двух опытов).

Здесь и на рис. 2: *на оси абсцисс* — время (в минутах) после введения глюкозы-C^{14}, *на оси ординат* — радиоактивность 100 мл суспензии хлореллы плотностью 100 млн./мл (в расп./мин$\cdot 10^6$). Преинкубация с глюкозой-C^{14} ($3\cdot10^{-2}$ М) 30 мин на рассеянном свету (5 тыс. лк) (рис. 1) и концентрация глюкозы $8\cdot10^{-3}$ М (рис. 2).

Здесь и на рис. 2—5: *сплошная линия* — темнота, *штриховая* — свет.

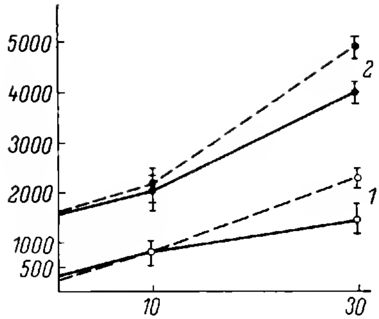


Рис. 2. Поглощение глюкозы-C^{14} на свету и в темноте клетками хлореллы в условиях различной преинкубации (среднее из трех опытов).

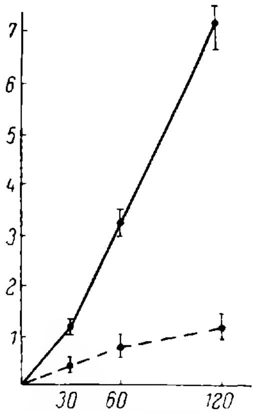


Рис. 3. Выделение $C^{14}O_2$ на свету и в темноте при окислении глюкозы-C^{14} клетками хлореллы (среднее из двух опытов).

На оси абсцисс — время (в минутах) после введения глюкозы-C^{14}, *на оси ординат* — радиоактивность $C^{14}O_2$, выделенной 100 мл суспензии хлореллы плотностью 100 млн./мл (в расп./мин$\cdot10^3$). Преинкубация с глюкозой-C^{14} ($3\cdot10^{-2}$ М) 30 мин на рассеянном свету (5 тыс. лк).

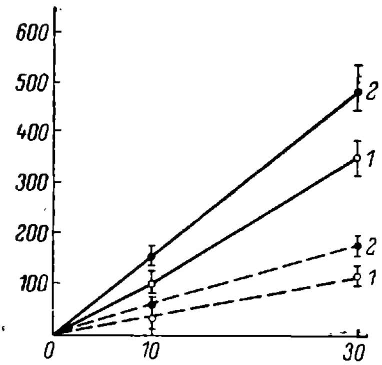


Рис. 4. Выделение $C^{14}O_2$ на свету и в темноте при окислении глюкозы-C^{14} клетками хлореллы в условиях различной преинкубации (среднее из трех опытов).

На оси абсцисс — время (в минутах) после введения глюкозы-C^{14}, *на оси ординат* — радиоактивность $C^{14}O_2$, выделенной 100 мл суспензии хлореллы плотностью 100 млн./мл (в расп./мин$\cdot10^3$). Концентрация глюкозы — $8\cdot10^{-3}$ М.

Что касается первого объяснения, то, к сожалению, прямые определения удельной радиоактивности выделяющейся углекислоты очень трудны, так как практически невозможно измерить количество выдыхаемой клетками углекислоты на фоне высокой концентрации этого газа (1%) в продуваемом через суспензию воздухе. Аргументом в пользу того, что на свету и в темноте выделяется углекислота с одинаковой удельной активностью, является тот факт, что в обоих случаях углекислота образуется в результате митохондриального дыхания, так как фотодыхание у хлореллы не найдено. Это означает, что на свету и в темноте окислению подвергаются одни и те же субстраты.

Кроме того, изучение метаболизма поглощенной глюкозы-C^{14} показало, что радиоактивность веществ водно-спиртовой фракции, которую можно рассматривать как показатель насыщенности включения глюкозы в дыхательные фонды, оказывается одинаковой на свету и в темноте. Таким образом, этот вопрос остается до конца не выясненным, но все дальнейшие рассуждения мы будем делать при допущении, что удельная радиоактивность выделенной в процессе дыхания углекислоты одинакова на свету и в темноте.

Проще всего объяснить меньшее выделение меченой углекислоты на свету тем, что часть выделенной $C^{14}O_2$ реассимилируется клетками в процессе фотосинтеза. Однако можно привести несколько аргументов против значительной роли реассимиляции в условиях наших опытов.

Прежде всего большая реассимиляция маловероятна при высокой скорости тока воздуха, продуваемого через суспензию с 1% концентрацией CO_2 в нем. В этих условиях выделенная меченая углекислота сильно «разбавляется» внешней, немеченой и удельная радиоактивность той углекислоты, которая могла бы реассимилироваться при фотосинтезе, падает. Действительно, прямые определения реассимиляции показали, что величина ее составляет 0.05% от общей радиоактивности клеток за 30 мин и 3.0% от выделенной при дыхании $C^{14}O_2$ (среднее из двух опытов). Даже если увеличить эти величины вдвое, допустив, что реассимиляция клеток, находящихся в камере (см. раздел «Материал и методика»), будет больше из-за большего контакта между этими клетками и выдыхаемой углекислотой, то эта величина реассимиляции не объяснит разницы в выделении $C^{14}O_2$ на свету и в темноте из экзогенной глюкозы-C^{14}.

Выделение $C^{14}O_2$ из экзогенной глюкозы-C^{14} клетками хлореллы на свету и в темноте в условиях различной концентрации углекислоты

Условия опыта	Экспозиция, мин	Радиоактивность $C^{14}O_2$, выделенной из 10 млрд. клеток, расп./мин · 10^7
Свет+ +1% CO_2	10	104
	30	185
Свет+ +0.03% CO_2	10	39
	30	120
Темнота+ +1% CO_2	10	135
	30	365

Если концентрация CO_2 в воздухе, продуваемом через суспензию, снижена, то разбавление выдыхаемой углекислоты меньше и больше меченой CO_2 может быть реассимилировано клетками. Это видно из таблицы, где количество $C^{14}O_2$, выделенной на свету при 0.03% CO_2, примерно в 1.5—2 раза меньше, чем при 1% CO_2.

Таким образом, если допустить, что на свету и в темноте выделяется углекислота с одинаковой удельной активностью, и если учесть, что реассимиляция меченой углекислоты в условиях наших опытов была невелика, можно считать, что наиболее вероятной причиной сниженного выделения $C^{14}O_2$ при окислении глюкозы-C^{14} на свету при интенсивно протекающем фотосинтезе является ингибирование дыхания.

Следующий вопрос заключается в том, какой из составляющих дыхание этапов — гликолиз или цикл Кребса — подавляется на свету? Использование меченой глюкозы не давало возможности ответить на этот вопрос, так как $C^{14}O_2$ при окислении глюкозы образуется на обоих этапах дыхания.

О функционировании цикла Кребса судили по окислению экзогенных меченых субстратов — малата и пирувата (рис. 5).

Оказалось, что во всех опытах количества $C^{14}O_2$, выделенной в процессе окисления малата-C^{14} и пирувата-C^{14} на свету и в темноте, мало отличались друг от друга. Это можно рассматривать как доказательство того, что цикл Кребса на свету и в темноте протекает с одинаковой скоростью. Кроме того, это является дополнительным аргументом против большой роли реассимиляции в этих условиях, так как на свету выделяется на 3—5% меньше $C^{14}O_2$, что примерно равно величине реассимиляции, установленной в опытах с глюкозой.

Следовательно, свет не оказывает влияния на цикл Кребса и ответственным за ингибирование дыхания является гликолиз.

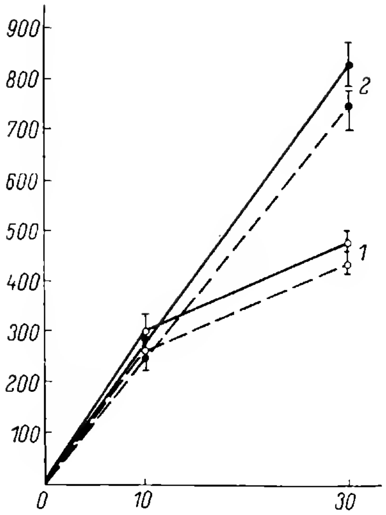


Рис. 5. Выделение $C^{14}O_2$ на свету и в темноте при окислении малата-C^{14} и пирувата-C^{1}) клетками хлореллы (среднее из трех опытов.^{4}

На оси абсцисс — время (в минутах) после введения меченого субстрата, *на оси ординат* — радиоактивность $C^{14}O_2$, выделенной 100 мл суспензии хлореллы плотностью 100 млн./мл (в расп./мин$\cdot10^3$). Преинкубация с малатом-C^{14} ($1.3\cdot10^{-3}$ М) и пируватом-C^{14} ($2\cdot10^{-4}$ М) — 10 мин. *1* — выделение $C^{14}O_2$ при окислении малата-C^{14}, *2* — при окислении пирувата-C^{14}.

Что касается механизма воздействия света на гликолиз, то гипотеза, связанная с регулирующей ролью аденилатов и выдвинутая для других объектов (Kandler, Haberer-Liesenkötter, 1963; Карпилов и др., 1978), может быть приложима и к объяснению наших результатов. Согласно этой гипотезе, увеличенный на свету в результате фотофосфорилирования уровень АТФ может двояким образом влиять на гликолиз. Высокая концентрация АТФ является аллостерическим ингибитором ключевого фермента гликолиза — фосфофруктокиназы (Ленинджер, 1976). С другой стороны, в цитоплазме ассимилирующих клеток может возникать конкуренция за АДФ между некоторыми реакциями гликолиза, сопряженными с образованием АТФ, и реакциями челночной передачи АТФ фотофосфорилирования из хлоропластов (Heldt, Rapley, 1970; Heber, Krause, 1971).

Кроме этих механизмов ингибирования гликолиза, можно представить себе, что на свету, когда работает челнок непрямого переноса АТФ из хлоропластов, одним из элементов которого является окисление в цитоплазме ФГА до ФГК, это окисление осуществляется, может быть, с участием ферментов гликолиза. В результате этого «отвлечения» ферментов первые этапы гликолиза могут быть подавлены.

Таким образом, результаты наших опытов, проведенных на хлорелле, подтверждают точку зрения, высказанную рядом авторов, что на свету в ассимилирующей зеленой клетке фотосинтез вызывает подавление гликолиза и не оказывает влияния на цикл Кребса.

При этом необходимо подчеркнуть, что, снабжая клетку экзогенными субстратами, мы, так же как и другие авторы, использовавшие этот подход, исследовали потенциальные возможности функционирования цикла Кребса на свету и в темноте, которые оказались одинаковыми в этих условиях.

Однако когда речь идет о процессе дыхания в нормально функционирующей клетке, то подразумевается тесное сопряжение всех этапов, составляющих дыхание: гликолиза, цикла Кребса и электронотранспортной цепи (ЭТЦ), поэтому можно предполагать, что вслед за подавлением гликолиза на свету из-за сниженного поступления нировиноградной кислоты реакции цикла Кребса также будут осуществляться с меньшей скоростью.

Вместе с тем существует ряд экспериментальных данных, свидетельствующих о том, что и без добавления экзогенных субстратов цикл Кребса функционирует на свету с той же интенсивностью, что и в темноте, а иногда может быть даже стимулирован. Так, описана стимуляция на свету синтеза ряда органических кислот, например α-кетоглютарата, образование которых тесно сопряжено с функционированием цикла Кребса, а также глютаминовой кислоты и связанного с ней семейства аминокислот и глютамина (Бассем, Кальвин, 1962; Aronoff, 1962; Титлянов и др., 1967; Givan, Harwood, 1976).

Остается неясным, откуда поступают субстраты, которые, несмотря на подавление гликолиза, поддерживают на свету скорость цикла Кребса такую же, как в темноте? Возможно, что на свету дополнительным субстратом для реакций этого цикла могут служить пируват и малат, образующиеся из ФГК в цикле Кальвина, а также в результате окисления ФГА в цитоплазме при функционировании челнока, осуществляющего непрямой транспорт АТФ из хлоропластов.

Следующий вопрос заключается в том, как работает на свету ЭТЦ митохондрий, функционирование которой тесно сопряжено с циклом Кребса? На основании того, что на свету было обнаружено ингибирование ряда процессов, осуществляющихся за счет энергии окислительного фосфорилирования, была высказана мысль, что окислительное фосфорилирование и сопряженная с ним работа ЭТЦ на свету подавлены (Simonis, Urbach, 1963; Kandler, Tanner, 1966; Глаголева, Заленский, 1966; Чулановская, Заленский, 1970).

Причиной этого подавления, так же как и гликолиза, по всей вероятности, является «избыток» АТФ, который образуется при фотофосфорилировании, и как следствие этого — повышение энергетического заряда в цитоплазме ассимилирующей клетки на свету (Heber et al., 1964; Ried, 1970; Mangat et al., 1974; Заленский, 1977).

В результате функционирования цикла Кребса на свету образуются восстановленные пиридиннуклеотиды, которые затем окисляются в ЭТЦ или могут быть использованы во внутриклеточных синтезах или восстановительных процессах. Вторая возможность вполне реальна, так как известно, что на свету усиливаются восстановление нитратов, синтез липидов, восстановительное аминирование и другие процессы, где используется восстановитель не только хлоропластного происхождения (Givan, Harwood, 1976; Sawhney et al., 1978). В этом случае на свету меньшее количество восстановленных нуклеотидов поступит в ЭТЦ.

Таким образом, можно представить себе, что механизм регуляции дыхания на свету в ассимилирующей клетке осуществляется следующим образом. «Избыток» АТФ, образованный при фотофосфорилировании, ингибирует гликолиз и работу ЭТЦ митохондрий. В результате в цикл Кребса из гликолиза поступает меньше пирувата, а недостающее количество пирувата или фосфоглицериновой кислоты идет из хлоропласта. Образующиеся в цикле Кребса восстановленные нуклеотиды не окисляются в ЭТЦ в той степени, как это происходит в темноте. Часть восстановленных нуклеотидов и промежуточных метаболитов цикла Кребса прямо используется в биосинтезах, стимулированных светом.

В заключение нельзя не остановиться на гипотезе о взаимоотношениях фотосинтеза и дыхания как взаимозаменяемых процессах, снабжающих клетку энергией и метаболитами (Raven, 1976; Заленский, 1977). Наши данные, полученные на культуре хлореллы, состоящей только из ассимилирующих клеток, укладываются в это представление. На свету фотосинтез как более мощный процесс выполняет основную работу по обеспечению клеточных биосинтезов энергией и метаболитами, а дыхание оказывается частично ингибированным.

ЛИТЕРАТУРА

Бассем Д. А., М. Кальвин. 1962. Путь CO_2 в фотосинтезирующем растении. Тр. V МБК, симп. VI. М.

Верхотурова Т. С., Т. П. Астафурова, Т. Е. Скоблева. 1978. Метаболизм пирувата и некоторых кислот ди- и трикарбонового цикла в листьях фасоли на синем свету. В кн.: Вопросы биологии. Томск.

Глаголева Т. А., О. В. Заленский. 1966. О биоэнергетике ассимилирующих клеток *Chlorella pyrenoidosa* Chick. Бот. ж., 51, 12.

Заленский О. В. 1977. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. XXXVII Тимирязевские чтения. Л.

Карпилов Ю. С., И. Л. Новицкая, В. Ю. Любимов, Л. К. Белобродская, И. Ф. Корнилова, Е. И. Попова. 1976. Окисление промежуточных продуктов фотосинтеза и цикла Кребса хлоропластами, клетками и листьями кукурузы на свету. Тез. Всес. конф. «Газометрическое исследование фотосинтеза и дыхания растений». Тарту—Тыравере.

Карпилов Ю. С., И. Л. Новицкая, Л. К. Белобродская. 1977. Влияние фотофосфорилирования на реакции гликолиза в клетках ассимиляционных тканей листьев проса. Биохимия, 42, 12.

Карпилов Ю. С., И. Л. Новицкая, Л. К. Белобродская, К. Я. Биль, А. И. Маслов, А. Н. Кузьмин, И. Ф. Корнилова, С. Х. Каримов, Е. И. Попова, Ю. А. Петрухин, С. М. Герц. 1978. Реакции гликолиза в автотрофной клетке. Роль в фотосинтетическом метаболизме и в световом дыхании. В кн.: Механизм фотодыхания и его особенности у растений различных типов. Пущино.

Ленинджер А. 1976. Биохимия. М.

Степанова А. М., А. А. Баранова. 1972. Влияние света на обмен органических кислот в листьях ревеня и табака. Биохимия, 37, 3.

Степанова А. М., А. А. Шумилова. 1974. Исследование функционирования гликолитического пути окисления глюкозы. Биохимия, 39, 5.

Титлянов Э. А., А. М. Степанова, В. А. Чесноков. 1967. Влияние различной освещенности и концентрации CO_2 на обмен органических кислот в листьях ревеня на свету. Вестн. ЛГУ, 21.

Туркина М. В., И. М. Дубинина. 1954. Некоторые особенности дыхательной системы сосудисто-волокнистых пучков. ДАН СССР, 95, 1.

Филиппова Л. А., Н. С. Мамушина, Е. К. Зубкова. 1977. О влиянии накопления ассимилятов на фотосинтез у клеток хлореллы. Бот. ж., 62, 2.

Чулановская М. В., О. В. Заленский. 1970. Светозависимое поглощение глюкозы как показатель фотофосфорилирования in vivo. В кн.: Методы исследования фотофосфорилирования. Пущино.

Шумилова А. А., А. А. Федосеенко, А. М. Степанова. 1976. Влияние света на функционирование цикла Кребса в листьях кукурузы. Науч. докл. высш. школы, Биол. науки, 9.

Aronoff S. 1962. Dynamics of aminoacids in plant. Distribution, formation and function of free aminoacid. In: Proc. Sympos. Free Aminoacid. Amsterdam etc.

Chapman E. A., D. Graham. 1974. The effect of light on the tricarboxylic acid cycle in green leaves. Plant Physiol., 53, 6.

Devlin R. M., R. A. Galloway. 1968. Oxidative enzymes and pathways of hexose and triose metabolism in *Chlorella*. Physiol. Plant., 21, 1.

Givan C. V., J. Z. Harwood. 1976. Biosynthesis of small molecules in chloroplasts of higher plants. Biol. Rev., 51, 4.

Graham D., D. A. Walker. 1962. Some effects of light on the interconversion of metabolites in green leaves. Biochem. J., 82.

Heber U., K. Santarius, W. Urbach, W. Ullrich. 1964. Intracellular Transport von C^{14} und P^{32} markierten Intermediärprodukten zwischen der Chloroplasten und dem Cytoplasma und seine Folgen für die Regulation des Stoffwechsels. Zs. Naturforsch., 19b.

Heber U., G. H. Krause. 1971. Transfer of carbon, phosphate energy and reducing equivalents across the chloroplast envelope. In: Photosynthesis and Photorespiration. N. Y.

Heldt H. W., Z. Rapley. 1970. Specific transport of inorganic phosphate, 3-phosphoglycerate and dihydroacetonephosphate and of dicarboxylates arcoss the inner membrane of spinach chloroplasts. FEBS Lett., 10.

Hirt Q., W. Tanner. 1971. Regulation of glycolysis by light in *Scenedesmus*. In: Proc. II Intern. Congr. Photosynthesis Res. Stresa, Italy, Hague.

Hirt Q., W. Tanner, O. Kandler. 1971. Effect of light on the rate of glycolysis in *Scenedesmus obliquus*. Plant Physiol., 47, 6.

Kandler O., J. Haberer-Liesenkötter. 1963. Über die Zusammenhang zwischen Phosphathausalt und Photosynthese. Zs. Naturforsch., 18b.

Kandler O., W. Tanner. 1966. Die Photoassimilation von Glucose als Indikator für die Lightphosphorylierung in vivo. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 79, 11.

Mangat B. S., W. B. Levin, R. C. S. Bidwell. 1974. The extent of dark respiration in illuminated leaves and its control by ATP-levels. Canad. J. Bot., 52, 4.

Marsh H. V., Jr., J. M. Galmiche, M. Gibbs. 1965. Effect of light on the tricarboxylic acid cycle in *Scenedesmus*. Plant Physiol., 40, 6.

Raven J. A. 1972. Endogenous inorganic carbon sources in plant photosynthesis in illuminated green cells. New Phytolog., 71, 2. — 1976. Division of labour between chloroplast and cytoplasm. In: The intact chloroplast. Ed. J. Barber.

Ried A. 1970. Energetic aspects of the interaction between photosynthesis and respiration. In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Wageningen.

Sawhney S. K., M. S. Naik, D. J. D. Nikolas. 1978. Regulation of NADH supply for nitrate reduction in green plants via photosynthesis and mitochondrial respiration. Biochem. Biophys. Res. Commun., 81, 4.

Simonis W., W. Urbach. 1963. Untersuchungen zur lichsabhängigen Phosphorylierung bei *Ankistrodesmus braunii*. IX. Beeinflussung durch Phosphatkonzentrationen, Temperatur, Hemmstoffe, Na-ionen und Vorbelichtung. In: Studies of Microalgae and Photosynthesis bacteria. The Univ. Tokyo Press.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 X 1979.

SUMMARY

Under most favourable for photosynthesis conditions a study has been made on the oxidation of the marked glucose, the malic and pyruvic acids applied in (to) the medium of the sterile culture of *Chlorella*. It was discovered that during the oxidation of the glucose the quantity of the evolved $C^{14}O_2$ in the light is less than in the dark. Various possible interpretations of this fact have been observed. So far the reassimilation of $C^{14}O_2$, evolved during respiration is no more than 4—8% of the total quantity, a conclusion about inhibition of respiration under light conditions is drawn.

УДК 581.174.1 : 581.526.425

Т. К. Горышина, И. Г. Лаверычева

ОБ УЛЬТРАСТРУКТУРЕ ХЛОРОПЛАСТОВ В ВЕСЕННИХ И ЛЕТНИХ ЛИСТЬЯХ ДВУХ ТРАВЯНИСТЫХ ВИДОВ ЛЕСОСТЕПНОЙ ДУБРАВЫ В СВЯЗИ С СЕЗОННОЙ ДИНАМИКОЙ СВЕТОВОГО РЕЖИМА

T. K. GORYSHINA, I. G. LAVERYCHEVA. ON THE CHLOROPLAST ULTRASTRUCTURE IN SPRING AND SUMMER LEAVES OF THE TWO OAKWOOD HERBS AS RELATED TO SEASONAL DYNAMICS OF THE LIGHT REGIME

В лесостепной дубраве «Лес на Ворскле» у медуницы *Pulmonaria obscura* и сныти *Aegopodium podagraria* обнаружены различия в ультраструктуре хлоропластов весенних и летних листьев, обусловленные высокой весенней освещенностью в период до полного облиствения леса и глубоким летним затенением. Хлоропласты летних листьев крупнее, содержат больше гран, имеют более высокий показатель компактности мембран (особенно у сныти). Структурные различия коррелируют с различиями в концентрации хлорофилла в хлоропластах, рассчитанной нами на основе определения параметров пластидного аппарата листа. Связь между особенностями ультраструктуры хлоропластов и их фотосинтетической активностью не обнаружена. Выявлено сходство адаптивных изменений при недостатке света на разных уровнях организации фотосинтетического аппарата.

Адаптация фотосинтетического аппарата растений к освещенности затрагивает все уровни его организации. Достаточно хорошо известны закономерности адаптивных изменений фотосинтезирующих структур на уровнях ценоза, особи, листа, клеток хлоренхимы; что касается уровней более тонкой структуры, то сведений в этом плане еще мало и они не всегда однозначны.

В литературе есть данные о том, что ультраструктура хлоропластов различна при разной освещенности. В большинстве случаев отмечено, что у светолюбивых растений система внутренних мембран хлоропластов менее развита, граны мельче и состоят из небольшого числа тилакоидов. Напротив, хлоропласты теневыносливых растений имеют крупные граны, составленные многочисленными (до нескольких десятков) тилакоидами и занимающие значительно бóльшую часть объема хлоропласта. Эти черты выявляются в первую очередь при сравнении видов из различно освещенных местообитаний: с одной стороны, светолюбивых древесных пород (Гамалей, Куликов, 1978) и травянистого вида *Atrilpex patula* (Björkman et al., 1971—1972), с другой — теневыносливых кустарников (Гамалей, Куликов, 1978) и растущих в крайнем затенении трав тропического дождевого леса (Goodchild et al., 1971—1972). Так же различается ультраструктура хлоропласта при выращивании растений одного и того же вида в условиях сильной и слабой освещенности; такие факты получены как для светолюбивых видов — сои (Ballantine, Forde, 1970), *Atriplex patula* (Björkman et al., 1971—1972), некоторых злаков (Taylor, Graig, 1971; Prioul, 1973), так и для теневыносливых — *Selaginella* (Jagels, 1970), *Pteris cretica* (Hariri, Brangeon, 1977); то же отмечено для протонемы мха *Ceratodon purpureus* (Valanne, 1977). У лесного вида *Teucrium scorodonia* хлоропласты затененных экземпляров имеют более развитую ламеллярную систему и больший суммарный объем гран, хотя сами граны содержат меньше тилакоидов (Mousseau, 1967; Mousseau, Bourdu, 1968). Единственный хлоропласт клеток теневых форм морской водоросли *Ulva fenestrata*, обитающих в подводных морских гротах, отличается более плотной упаковкой ламелл, чем у экземпляров с хорошо освещенной сублиторали (Титлянов и др., 1973). Однако есть факты, свидетельствующие об обратном: так, у световых листьев бука по сравнению с теневыми отмечено увеличение относительной площади гран на срезе хлоропласта (Чхубианишвили, 1976); в проростках шпината более плотные граны хлоропластов наблюдались при увеличении освещенности (Sironval, Englert, 1967). У кукурузы и бобов *Vicia faba* четко выраженная структура хлоропласта с плотными гранами отмечалась лишь при сильном освещении, а в затененных вариантах приближалась к агранальной (Осипова, Ашур, 1965; Власова, Осипова, 1973). Возможно, что в двух последних случаях авторы регистрировали уже не адаптивные изменения хлоропластов, а стрессовые явления у весьма светолюбивых видов при недостатке света.

Из вышеизложенного ясно, что для уверенных выводов о пути адаптации ассимиляционных ультраструктур к условиям освещенности информации еще очень мало; необходимо накопление фактов о структуре хлоропластов в контрастных световых условиях. В этом плане большой интерес представляют сравнительные исследования растений нижних ярусов листопадного леса, под пологом которого хорошо выражена смена весенней (световой) и летней (теневой) фаз освещенности.

В проведенном нами исследовании изучалась ультраструктура хлоропластов в листьях медуницы неясной *Pulmonaria obscura* Dumort. и сныти обыкновенной *Aegopodium podagraria* L., собранных в дубраве «Лес на Ворскле» (Белгородская обл., южная лесостепь) в ассоциации липо-дубняк снытевый с 300—350-летним древостоем. Оба вида — типичные компоненты травяного покрова (причем сныть — доминант) в наиболее распространенных ассоциациях лесостепных дубрав. И у медуницы, и у сныти хорошо выражена смена сезонных генераций листьев, приуроченных к разным сезонным фазам освещенности под пологом леса (рис. 1). У *P. obscura* весной на цветоносном побеге развиваются мелкие сидячие листья светлой окраски, которые в мае отмирают вместе с побегом после окончания фазы плодоношения. Летом их сменяют крупные темно-зеленые листья на длинных черешках. У этого вида — классического примера сезонного диморфизма — весенние и летние листья различны не только по форме, но и по ряду физиологических свойств: показателям водного режима (Горышина, 1962), максимальной интенсивности потенциального фотосинтеза и основным параметрам его световой кривой (Каменцева, 1969; Малкина и др., 1970), теплоустойчивости на клеточном уровне (Фельдман, Каменцева, 1966), устойчивости фотосинтеза и дыхания к высоким температурам (Каменцева, 1969). В структуре ассимиляционного аппарата у весенних листьев медуницы по сравнению с летними отмечены более «световой» характер тканей мезофилла и устьичного аппарата, значительно бо́льшая поверхностная и объемная плотность хлоропластов в листе, меньшее содержание хлорофилла в листе и в единичном хлоропласте (Горышина, 1962; Горышина и др., 1975). Все эти различия хорошо согласуются с сезонными различиями экологического фона под пологом дубравы.

У сныти также хорошо выражена весенняя генерация листьев. По форме листовой пластинки они почти не отличаются от летних листьев, но гораздо меньше по размерам, со сравнительно коротким черешком. Эти листья появляются ранней весной, в апогей развития эфемероидов, и отмирают почти вместе с ними — в середине—конце мая. Как и у медуницы, весенние и летние листья сныти различаются по анатомо-физиологическим показателям: структуре листа, водному режиму (Горышина, 1975), потенциальному фотосинтезу и его световой кривой (Горышина, Митина, 1970), теплоустойчивости (по данным Фельдман и Лютовой, см.: Горышина, 1975). Следует отметить, что морфологическое и фенологическое

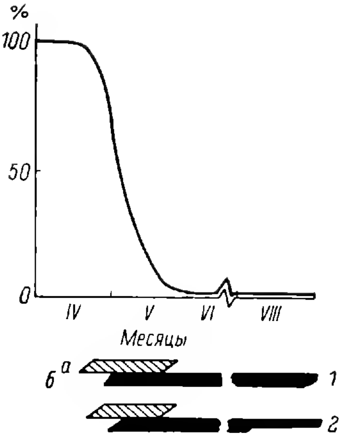


Рис. 1. Схема сезонной смены листьев у *Pulmonaria obscura* (*1*) и *Aegopodium podagraria* (*2*).

Листья: *а* — весенние, *б* — летние. *Кривая* означает изменение относительной освещенности под пологом дубравы (за 100% принята освещенность весной в безлистном лесу).

обособления весенней генерации листьев у сныти, по-видимому, свойственны не виду в целом, но лишь его ценопопуляциям в восточноевропейских широколиственных лесах в связи с резким различием экологического фона под их пологом весной и летом и его быстрой сезонной сменой. По нашим наблюдениям, в еловых лесах (Ленинградская обл.), где освещенность нижних ярусов в течение вегетационного сезона равномерна, весенние листья сныти по облику и продолжительности жизни не отличаются от появляющихся летом. Указаний на сезонное различие листьев сныти нет ни в диагнозах вида в определителях и «Флорах» (Hegi, 1926; «Флора СССР», т. 16, 1950; Маевский, 1954; Koszwara, 1960, и др.), ни в работах зарубежных авторов по анатомии и биологии сныти (Korta, 1962; Abrami, 1971; Small, 1973). Что касается медуницы, то у нее сезонный диморфизм листьев — признак, проявляющийся во всем ареале вида.

Таким образом, на примере *P. obscura* и *A. podagraria* имеется возможность выяснить генотипические различия ультраструктуры хлоропластов в контрастных световых условиях и вместе с тем в пределах не только одного и того же вида, но и одной и той же особи.

Для исследования были собраны взрослые, закончившие рост листья весенней (в конце апреля—начале мая 1977 и 1978 гг.) и летней (в конце июня—начале июля 1977 и 1978 гг.) генерации. Листья собирали в 10—11 ч утра. Фиксацию проводили по известным методикам (с некоторой модификацией) в 2.5%-м растворе глутаральдегида или в 5%-м растворе акролеина, а затем в 2%-м растворе четырехокиси осмия с сахарозой и 1.5%-м спиртовом растворе уранилацетата. Осмотическое давление, соответствующее величине в листьях (12—15 атм.), обеспечивалось путем добавления фосфатного буфера (0.1 М, pH 7.4) и сахарозы. После заливки в эпон или аралдит на ультрамикротоме LKB получали срезы губчатой ткани толщиной 300—600 Å в плоскости, перпендикулярной к поверхности листа. Контрастирование проводилось с помощью нитрата свинца и 1.5%-го водного раствора уранилацетата. Срезы просматривали и фотографировали на электронном микроскопе Tesla BS-500 в лаборатории электронной микроскопии Петергофского биологического НИИ Ленинградского государственного университета.

Как видно на рис. 2, *1* (см. вклейку), у медуницы хлоропласты обеих сезонных генераций листьев характеризуются четко выраженной гранальной структурой. Заметное различие между весенними и летними листьями заключается в том, что в хлоропластах первых (рис. 2, 1, *а*) граны немногочисленны, на основной площади среза преобладают межгранные ламеллы, а у вторых (рис. 2, *1*, *б*) граны занимают гораздо большую площадь, так что в целом упаковка мембран в хлоропласте летнего листа гораздо компактнее. Такие же различия, притом еще сильнее выраженные, видны и в структуре хлоропластов у весенних и летних листьев сныти. Если в первом случае (рис. 2, *2*, *а*) наблюдается обычная гранальная структура, то во втором — для хлоропластов летних листьев (рис. 2, *2*, *б*) — отмечен удивительный факт: граны столь плотны и многочисленны, что почти полностью заполняют хлоропласт; границы между отдельными гранами с трудом различимы. Структура хлоропласта приближается к плотно-ламеллярной. В связи с этим на снимках со сравнительно малым увеличением — $\times(15—20)\cdot10^3$ — хлоропласты летних листьев сныти представляются гомогенными, и лишь при увеличениях порядка (40—50)·10^3 удается рассмотреть, что они сплошь заполнены мембранами.

Наряду с визуальным сравнением представляет интерес и количественная оценка элементов структуры хлоропластов. Судя по литературным данным, она возможна по разным морфометрическим показателям: числу тилакоидов в гране, числу гран на срезе хлоропласта (Власова, Осипова, 1973; Valanne, 1977); общей площади гран, общей длине мембран тилакоидов и межгранных ламелл на площади среза (Prioul, 1968, 1973; Prioul, Bourdu, 1968); объему отдельных гран (Prioul, 1968) и парциальному объему совокупности гран в хлоропласте (Гамалей, Куликов, 1978). В нашем случае применение этих показателей было затруднено из-за описанных выше особенностей хлоропластов летних листьев сныти. Мы попытались количественно оценить систему внутренних мембран хлоропластов на фотографиях срезов. Для каждого объекта из всей совокупности (около 300 отпечатков) были отобраны по 15—30 наиболее четких и типичных. Накладывая стандартную сетку, для каждого хлоропласта подсчитывали число мембран в 10 квадратах, расположенных в шахматном порядке. На основании подсчета числа пересечений рассчитывали среднее число мембран, пересекаемых перпендикулярно отрезком длиной в 1 мкм (показатель компактности). Расчет обратной величины позволил представить среднюю величину пространства внутри хлоропласта, приходящегося на одну мембрану.

Некоторые количественные показатели структурно-функциональных особенностей хлоропластов у разных сезонных генераций листьев дубравных трав

Вид	Генерация листьев	Объем хлоропласта, мкм^3	Компактность (C), число мембран · мкм$^{-1}$	$1/C$, мкм · 10^{-2}	Молярная концентрация хлорофилла в хлоропласте, M/л	Фотосинтетическая активность модельного хлоропласта с $V = 30$ мкм^3, мг · 10^{-1} CO_2 · ч$^{-1}$
Pulmonaria obscura	Весенняя	41.8	19.2±1.4	5.2±0.4	0.03	9
	Летняя	38.9	44.4±2.6	2.3±0.1	0.09	5
Aegopodium podagraria	Весенняя	21.0	17.4±1.8	5.8±0.6	0.06	16
	Летняя	29.3	61.3±7.3	1.6±0.2	0.21	10

Как видно из таблицы, морфометрические данные подтверждают визуально наблюдаемые различия в структуре хлоропластов весенних и летних листьев: у вторых показатель компактности значительно выше. Особенно это заметно у сныти. Пространство, приходящееся на одну мембрану ($1/C$), в хлоропластах летних листьев сныти составляет всего 1.6·10^{-2} мкм, или 160 Å, что близко к приводимым в литературе величинам толщины мембраны тилакоида (Фрей-Висслинг, Мюлеталер, 1968, и др.). Иными словами, расчет $1/C$ подтверждает, что хлоропласты в летних листьях сныти плотно без промежутков заполнены тилакоидами.

Поскольку известно, что хлорофилл локализован в хлоропластных мембранах, представляет интерес сопоставление особенностей ультраструктуры хлоропластов изученных видов с концентрацией хлорофилла в хлоропласте, рассчитанной ранее на основании определения содержания хлорофилла и подсчета числа хлоропластов в единице площади листа (Горышина и др., 1975).

При анализе данных таблицы заметна тесная связь между компактностью мембран и концентрацией хлорофилла в хлоропласте. В частности, весьма плотной структуре хлоропласта в летних листьях сныти соответствует молярная концентрация пигмента (0.21 М/л), значительно превышающая рассчитанную А. Т. Мокроносовым и Р. А. Борзенковой (1978) при исследовании многих десятков видов (0.05—0.1 М/л). Эта связь, отмечавшаяся и другими авторами (Goodchild et al., 1971, 1972; Boardman et al., 1974, 1975), дает возможность в какой-то степени судить о характере внутренней структуры хлоропласта по содержанию в нем пигментов. Можно предположить, что такие дубравные теневыносливые травы, как *Asarum europaeum*, *Stachys sylvatica* и другие «рекордсмены» по расчетному содержанию хлорофилла в хлоропласте (Горышина и др., 1975), имеют хлоропласты примерно такой же плотной структуры, как и летние листья *Aegopodium podagraria*.

Отметим попутно, что сопоставление показателя структуры хлоропласта и концентрации хлорофилла имеет и методический интерес, поскольку первая характеристика определяется путем измерения, а вторая — расчетным путем на основании методов количественной оценки пластидного аппарата (включая число хлоропластов в единице площади листа — см. Мокроносов, Борзенкова, 1978). Близкая корреляция обеих характеристик, очевидно, служит хорошим подтверждением корректности этих методов.

Сравнение взрослых листьев, адаптированных к разным световым условиям, показывает, что у летних листьев максимальная интенсивность фотосинтеза в расчете на один хлоропласт в 1.5—2 раза ниже, чем у весенних (при условии сравнения пластид одинакового объема), хотя хлоропласты первых и содержат значительно больше мембран в единице объема. Отсюда ясно, что такой показатель (очевидно, наиболее близко отражающий фотосинтетическую способность ассимиляционных структур), как поглощение CO_2 в расчете на единицу объема мембран, у летних теневых листьев должен быть в несколько раз ниже, чем у весенних световых. По-видимому, бо́льшая фотосинтетическая активность световых листьев связана не столько со структурой хлоропласта, сколько с другими причинами, среди которых указывают на бо́льшую активность ферментных систем (Björkman, 1965—1966; O. Björkman, M. Björkman, 1966—1967).

При анализе приведенных данных обращает на себя внимание определенная видовая специфика в различии ультраструктуры хлоропластов у весенних и летних листьев. У сныти это различие выражено гораздо ярче, чем у медуницы. Нельзя не связать «ультратеневую» структуру хлоропласта в летних листьях *A. podagraria* с фитоценотической позицией этого вида в дубравах, требующей повышенной теневыносливости. Так, в «Лесу на Ворскле» сныть доминирует в наиболее затененных участках 300-летней дубравы, ее отдельные экземпляры встречаются на границах мертвопокровных участков, куда уже не заходят другие дубравные травы. Широкий эколого-фитоценотический ареал сныти (в северных районах своего ареала она растет на опушках, близ дорог и даже на лугах) позволяет предполагать, что в листьях других ценопопуляций этого вида может быть найдена и другая структура хлоропластов, и притом без ее сезонного различия.

Изложенные материалы подтверждают цитированные выше мнения большинства исследователей о закономерности различий в ультраструктуре хлоропластов листьев светолюбивых и теневыносливых видов (или у одного вида при разном световом режиме); основное содержание этого различия — увеличение массивности и компактности мембранной системы при затенении. Поскольку смысл самих гран как скоплений мембран некоторые авторы видят в увеличении способности мембран к поглощению света (Boardman et al., 1974, 1975), при слабом свете, очевидно, более выгодны крупные граны.

Нельзя не обратить внимание на сходство адаптивных изменений ассимиляционного аппарата растений на разных уровнях его организации. Известно, что кроны теневыносливых деревьев более густые и компактные, чем светолюбивых; теневые листья крупнее световых и содержат больше хлорофилла; то же относится к хлоропластам теневых листьев; граны хлоропластов теневыносливых растений (или теневых листьев в пределах одной особи) более крупны и компактны; наконец, есть сведения о бо́льших размерах фотосинтетических единиц в мембранах хлоропластов у теневыносливых видов и экотипов (Калер, 1976, и др.). Можно предположить, что, кроме общего принципа дискретной структуры ассимиляционного аппарата на разных уровнях его организации (где единицами структуры являются крона или особь, лист, клетка, хлоропласт, грана), очевидно, существует и общий принцип адаптивного изменения структурных единиц — а именно их укрупнение, уплотнение, увеличение концентрации содержащегося в них хлорофилла.

За помощь в освоении методов работы авторы признательны М. А. Блюденову и М. Н. Телеповой.

ЛИТЕРАТУРА

Власова М. П., О. П. Осипова. 1973. Влияние интенсивности света на тонкую структуру хлоропластов растений *Vicia faba*. Физиол. раст., 20, 4.

Гамалей Ю. В., Т. В. Куликов. 1978. Развитие хлоренхимы листа. Наука. Л.

Горышина Т. К. 1962. О некоторых анатомо-физиологических особенностях весенних и летних листьев медуницы неясной *Pulmonaria obscura* Dumort. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 3. — 1975. Экология травянистых растений лесостепной дубравы. Изд. ЛГУ. Л. — 1978. Сезонные изменения фотосинтеза у травянистых растений лесостепной дубравы в связи с динамикой пластидного аппарата листа. Экология, 6.

Горышина Т. К., Л. Н. Заботина, Е. Г. Пружина. 1975. Пластидный аппарат травянистых растений лесостепной дубравы в разных условиях освещенности. Экология, 5.

Горышина Т. К., М. Б. Митина. 1970. Эколого-физиологические особенности весенних и летних листьев сныти *Aegopodium podagraria* L. и их роль в продуктивности травостоя лесостепной дубравы. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 21.

Калер В. Л. 1976. Авторегуляция образования хлорофилла в высших растениях. Наука и техника, Минск.

Каменцева И. Е. 1969. Теплоустойчивость фотосинтеза и дыхания весенних и летних листьев *Pulmonaria obscura* Dumort. ДАН СССР, 186, 4.

Маевский П. Ф. 1954. Флора средней полосы европейской части СССР. 8-е изд. М.; Л.

Малкина И. С., Ю. Л. Цельникер, А. М. Якшина. 1970. Фотосинтез и дыхание подроста. Наука. М.

Мокроносов А. Т., Р. А. Борзенкова. 1978. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов. Тр. прикл. бот. ген. и сел., 61, 3.

Осипова О. П., Н. И. Ашур. 1965. Структура хлоропластов листьев кукурузы, выросших в разных условиях освещения. Физиол. раст., 12, 2.

Титлянов Э. А., В. Ф. Машанский, Г. М. Воскобойников. 1973. Ультраструктура хлоропластов морских водорослей из разных экологических ниш. В кн.: Матер. Всес. конф. по электронной микроскопии. Наука, М.

Фельдман Н. Л., И. Е. Каменцева. 1966. Теплоустойчивость клеток весенних и летних листьев медуницы *Pulmonaria obscura*. Бот. ж., 51, 6.

Фрей-Висслинг А., К. Мюлеталер. 1968. Ультраструктура растительной клетки. Мир, М.

Чхубианишвили Р. И. 1976. Некоторые особенности ультраструктуры хлоропластов морфологически разнотипных листьев бука восточного. Изв. АН ГССР, сер. биол., 2, 6.

Abrami G. 1971.. Life cycle and temperature requirements of seven herbaceous species. Giorn. Bot. Ital., 105, 6.

Ballantine J. E. M., B. J. Forde. 1970. The effect of light intensity and temperature on plant growth and chloroplast ultrastructure in soybean. Amer. J. Bot., 57, 10.

Björkman O. 1965—1966. Carboxydismutase activity in relation to light saturated rate of photosynthesis in plants from exposed and shaded habitats. Carnegie Inst. Year-book, 65.

Björkman O., M. Björkman. 1966—1967. Carboxydismutase activity in sun and shade ecotypes of *Solidago*. Carnegie Inst. Year-book, 66.

Björkman O., N. K. Boardman, M. J. Anderson, S. W. Thorne, D. J. Goodchild, N. A. Pyliotis. 1971—1972. Effect of light intensity during growth of *Atriplex patula* on the capacity of photosynthetic reactions, chloroplast components and structure. Carnegie Inst. Year-book, 71.

Boardman N. K., M. J. Anderson, O. Björkman, D. J. Goodchild, L. H. Grimmie, S. W. Thorne. 1974. Chloroplast differentiation in sun and shade plants: relationship between chlorophyll content, grana formation, photochemical activity and fractionation of the photosystems. Portug. Acta Biol., ser. A, 14, 1—2.

Boardman N. K., O. Björkman, J. M. Anderson, D. J. Goodchild, S. W. Thorne. 1975. Photosynthetic adaptation of higher plants to light intensity: relationship between chloroplast structure, composition of photosystems and photosynthetic rates. In: III Intern. Congr. of Photsynthesis. Elsevier, Amsterdam.

Goodchild D. J., O. Björkman, N. A. Pyliotis. **1971—1972.** Chloroplast ultrastructure, leaf anatomy and content of chlorophyll and soluble protein in rainforest species. Carnegie Inst. Year-book, 71.

Hariri M., J. Brangeon. **1977.** Light-induced adaptive response under greenhouse and controlled conditions in the fern *Pteris cretica* var. *ouvrardii*. I. Structural and infrastructural features. Physiol. plant., 41, 4.

Hegi G. **1926.** Illustrierte Flora von Mittel-Europa, 5, 2.

Jagels R. **1970.** Photosynthetic apparatus in *Selaginella*. II. Changes in plastid ultrastructure and pigment content under light and temperature regimes. Canad. J. Bot., 48, 10.

Koczwara M. **1960.** Flora Polska, P. W. N., Krakow.

Korta J. **1962.** *Aegopodium podagraria* L. Podagrycznik pospolity. I. Analyze anatomique. Acta Biol. Cracov., ser. bot., 5, 1.

Mousseau M. **1967.** Les phénomènes de régulation structural et fonctionnelle de l'appareil photosynthétique de *Teucrium scorodonia*: un méchanisme d'adaptation aux conditions d'éclairement. Oecol. plant., 2, 1.

Mousseau M., R. Bourdu. **1968.** Influence des conditions écologiques d'éclairement pendent la croissance sur la structure et l'activité des chloroplastes de *Teucrium scorodonia* L. Bul. Soc. Franç. Physiol. végét., 14, 3.

Prioul J. L. **1968.** Biométrie des ultrastructure et activité des chloroplastes. Bul. Soc. Franç. Physiol. végét., 14, 3. — **1973.** Eclairement de croissance et infrastructure des chloroplastes de *Lolium multiflorum* Lam. Rélation avec les résistances au transfert de CO_2. Photosynthetica, 7, 4.

Prioul J. L., R. Bourdu. **1968.** Utilisation de l'analyse biométrique à l'étude de la dynamique des infrastructure chloroplastiques lors de la levée d'une carence en azote. J. microscopie, 7, 3.

Sironval C., E. Englert. **1967.** Action de la durée du jour sur la croissance et le contenu des chloroplasts d'épinard. In: Le chloroplaste; croissance et vieillissement. Sironval C. Pub., Paris.

Small E. **1973.** Photosynthetic ecology of normal and variegated *Aegopodium podagraria*. Canad. J. Bot., 51, 9.

Taylor A. O., A. S. Graig. **1971.** Plant under climatic stress. II. Low temperature, high light effects on chloroplast ultrastructure. Plant physiol., 47.

Valanne N. **1977.** The combined effects of light intensity and continuous light on the CO_2-fixation, chlorophyll content and chloroplast structure of the protonema of *Ceratodon purpureus*. Zs. Pflanzenphysiol. 83, 3.

Ленинградский государственный университет.

Получено 19 IV 1979.

SUMMARY

Different ultrastructures of chloroplasts (CH) were found in the oakwood «Les na Vorskle» in spring and summer leaves of *Pulmonaria obscura* Dumort. and *Aegopodium podagraria* L. It is caused by the spring intensive illumination, which lasts until the full development of the tree foliage, and by the summer deep shade under forest canopy. CH of summer leaves are larger, contain more grana, have higher index of membran compactness (especially in *A. podagraria*). Structural difference correlates closely with the difference in chlorophyll concentration in CH, which has been calculated (Goryshina a. o., 1975) on the basis of determining the parameters of leaf plastid apparatus. No connection between CH ultrastructure and CH photosynthetical activity was found. Resemblance of adaptive changes under shade conditions on various levels of photosynthetical apparatus structure is noted.

ТОМ 65 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1980, № 9

УДК 582 : 582.47

Е. Г. Бобров

ОБ ИЗУЧЕНИИ ВНУТРИВИДОВОЙ СИСТЕМАТИКИ ХВОЙНЫХ

E. G. BOBROV. ON THE STUDIES OF THE INTRASPECIFIC SYSTEMATICS OF THE *CONIFERAE*

Изучение изменчивости видов, обычно понимаемое как исследование их внутривидовой систематики, в действительности не является исследованием по систематике. Изучение изменчивости видов должно быть исследованием генетического строя их популяций. Новейшие представления о популяции вполне совпадают с учением о расе-виде Коржинского—Комарова.

Изучение внутривидовой систематики, издавна связанное более всего с работами по классификации культурных растений, нашло довольно широкое распространение у отечественных дендрологов и лесоведов. Это отражено и в работах по изучению хвойных. В то же время в моих работах по систематике родов *Picea*, *Larix*, *Pinus* о внутривидовой систематике ничего не говорится. Этим несомненно и вызвана некоторая настороженность лесоведов по отношению к моим публикациям. Более того, в работе «Лесообразующие хвойные СССР» (1978), где отечественным видам-лесообразователям даны специальные характеристики, отсутствие внутривидовых подразделений особенно бросается в глаза. Рецензия Л. Ф. Правдина (1979) на эту книгу несомненно и написана в связи с этим. Сказанное вызывает необходимость обсудить здесь некоторые вопросы, касающиеся изучения систематики и изменчивости хвойных.

Л. Ф. Правдин после общей характеристики книги, указав, что это есть исследование ботанико-систематическое, счел нужным противопоставить мою работу исследованиям более ранних авторов, изучавших изменчивость тех же хвойных. Он полагает при этом, что эти авторы, как и он сам, занимались изучением их внутривидовой систематики. Следует сказать, что изучение изменчивости растений — не есть исследование их систематики. Мы полагаем, что это — особая область исследования со своими методами и приемами, отвечающими определенным и специально поставленным задачам искусственного отбора, т. е. практической селекции. Систематика растений как наука историческая имеет дело при изучении организмов с тем, что уже отобрано в процессе эволюции и закреплено наследственно. Изменчивость же признаков растений, являющаяся проявлением их жизни в популяциях, есть варьирование этих признаков, еще не закрепленное или не элиминированное естественным отбором. Лишь в отношении к сказанному и заключается различие в моей позиции и Правдина.

Правдин пишет, что цель его рецензии — показать сущность этих разногласий. В связи с этим он довольно подробно излагает разные вопросы общей систематики, некоторые частные мнения и многое другое. Он дает понять при этом, что мои представления являются отсталыми, а его, Правдина, — прогрессивными. «Хотя Бобров часто прибегает к использованию термина „популяция“, фактически он продолжает стоять на позиции типологической концепции вида», — так прямо он и пишет (с. 88). Его отнюдь не смущает противоречие этого вывода с его же словами о том, что Е. Г. Бобров — ученик В. Л. Комарова. Я вправе спросить рецензента: как можно будучи учеником Комарова руководствоваться типологической концепцией, когда общеизвестно, что этому направлению в систематике нанес сокрушительный удар именно Комаров и произошло это более 75 лет назад? Необходимо сказать, что выразителем типологической или, что то же, морфологической концепции, совершенно не подозревая этого, является сам рецензент. Достаточно взглянуть на его многоэтажное построение внутривидовой системы сосны обыкновенной. У одного вида выделено несколько подвидов, у каждого из них — многочисленные разновидности, у последних — свои подчиненные единицы и многочисленные формы. Это и есть типичное построение немецкой систематической школы конца прошлого века, называемой типологической. Правдин заимствовал это построение из работ советских растениеводов школы Н. И. Вавилова, сохранивших такую внутривидовую систематику со времен ранних работ по систематике культурных растений. Представители школы Вавилова сделали попытку модернизировать многоэтажность построений, заменив традиционные разновидности, подразновидности, формы и подформы на экотипы с их подразделениями. Все они, однако, не могли быть признаны таксономическими категориями и не были приняты систематиками.

Обратимся теперь к общим для меня и Правдина общебиологическим представлениям. Для Правдина — это современное определение популяции, как оно сформулировано в известной книге Н. В. Тимофеева-Ресовского, А. В. Яблокова и Н. В. Глотова «Очерк учения о популяции» (1973, с. 40). «Под популяцией понимается совокупность особей определенного вида, в течение длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенное пространство, внутри которого практически осуществляется та или иная степень панмиксии и нет заметных изоляционных барьеров, которая отделена от соседних таких же совокупностей особей данного вида той или иной степенью давления тех или иных форм изоляции». К этому следует добавить слова тех же авторов (с. 14): «подвиды[1] могут совпадать с популяциями», некоторые пресноводные рыбы, описанные Л. С. Бергом, «несомненно являются такими изолированными популяциями».

Это определение, конечно, очень хорошее, его примут едва ли не все советские ботаники. Дело, однако, в том, что содержание его полностью совпадает с учением о расе Коржинского—Комарова — с учением, которое было создано этими выдающимися ботаниками почти 80 лет назад. Учение о расе (Бобров, 1959) стало основой русской, советской или, что то же, комаровской школы в систематике растений. Оно и нанесло удар типологической школе. Это сопоставление настолько важно, что необходимо обратиться к названным авторам.

У С. И. Коржинского (1892) (см. Бобров, 1959, с. 1558) читаем: «Все формы, которые обладают известными морфологическими отличиями и представляют особый ареал распространения, я считаю за самостоятельные расы (proles). Эти расы суть истинные систематические и географические единицы. Они подлежат исследованию и изучению как нечто действительно существующее».

В. Л. Комаров (1901) (см. Бобров, 1959, с. 1558) пишет: «. . . раса (иначе подвид, subspecies) — понятие уже более реального значения». Со словом «раса» соединяется преимущественно понятие о генетической связи между неделимыми данной группы растительных индивидуумов и о способности их твердо и неизменно «передавать наследственные черты». Слову «раса» придается «главным образом физиологическое значение, оно связывается с представлением о племенной генетической связи» между неделимыми и «с понятием об общем происхождении их от близких предков». Расы должны быть хорошо географически разграничены, что исключает возможность гибридизации, которая неизбежно привела бы к уничтожению «племенной обособленности» каждой из рас. «Две близких расы никогда не растут в одной и той же местности».[2]

---

[1] Понятие «подвид» у зоологов соответствует понятию «раса-вид» у ботаников-систематиков школы Комарова.

Полное совпадение современного определения популяции (Тимофеев-Ресовский и др., 1973) и учения о расе Коржинского—Комарова (1892, 1901) совершенно очевидно, более того, оно поражает. Учение о расе в его существе странным образом не замечено теоретиками-эволюционистами. Следует, однако, сказать, что А. К. Скворцов в своей замечательной работе «В. Л. Комаров и проблема вида» (1972, с. 53) указал на то, что у Комарова понимание вида «не типологическое, а популяционное».

Очень поучительно сравнить первоначальное определение популяции с тем, что утверждали Коржинский и Комаров на полвека раньше. Американские ботаники Кэмп (1943) и Джилли (1951) писали (цит. по: Скворцов, 1972, с. 54): «Вид — не обязательно определенный сорт или тип организмов; вид это популяция»; «мы должны принять во внимание факт, что виды существуют не в шкафах музеев, но состоят из популяций живых организмов». Это более чем скромное суждение американских ботаников и было положено в основу учения о популяциях. Совершенно очевидно, конечно, что действительным основателем его были С. И. Коржинский и В. Л. Комаров.

Из сопоставления учения о расе и понятия о популяции становится ясно, что у рецензента и у автора книги о хвойных лесообразователях одна и та же теоретическая позиция.

Л. Ф. Правдин упрекает меня за то, что я делаю очень важные выводы по систематике без изучения видов в природе. Знакомство с поведением видов в природе, конечно, очень поучительно, полезно, часто даже очень нужно. Известно, однако, что можно годами оставаться в пределах расселения одной обширной популяции и не видеть ничего другого. В то же время в богатом Гербарии исследователь имеет под рукой одновременно представителей десятков и даже сотен популяций. Нельзя забывать и то, что сотни тысяч видов только высших растений были установлены именно по гербарным образцам.

У читателей может создаться впечатление, что я возражаю против изучения изменчивости видов. Напротив, исследования эти крайне нужны прежде всего в связи с нуждами селекции. Вести такие работы следует, однако продуманно и более современными методами, чем это делается теперь. Изучение изменчивости видов не есть изучение их систематики, как об этом уже было сказано, а должно быть исследованием генетического строя их популяций, исследованием, относящимся к тому кругу вопросов, который охватывается учением о генетике популяций. Здесь свои методы, приемы и теоретические посылки. Это совсем другая область науки. Таким исследованиям должно быть, однако, предпослано изучение систематики видов-лесообразователей как первоосновы всякой дальнейшей осмысленной работы. Наше изучение хвойных и было задумано как такая первооснова, позволяющая с большей уверенностью и успехом вести с ними хозяйственную и всякую другую практическую работу, в том числе и селекционную.

Здесь уместно сказать, что в самое последнее время внимание исследователей привлекла так называемая фенетическая систематика, родившаяся в 1963 г. В этом, казалось бы, новом направлении науки приоритет отдается тщательному изучению признаков фенотипа при полном пренебрежении ко всему тому, что относится к филогении, т. е. приоритет вновь отдается типологизму.

Авторы «Очерка учения о популяции» считают, что предметом исследования фенетики, как они ее называют, и является внутривидовая изменчивость. Я полагаю, что методы фенетики практически, может быть, и полезны, но критические замечания по отношению к фенетической систематике очень настораживают. Не угрожает ли здесь исследователям опасность впасть в еще больший формализм по сравнению с тем, что было у них, когда они руководствовались типологической концепцией? Мнение А. К. Скворцова, высказанное в указанной работе (1972), очень настораживает.

---

[2] Учение о расе было развито далее и в более поздних работах В. Л. Комарова (см. Бобров, 1959).

В рецензии Правдина особенно важны замечания, касающиеся систематики лиственниц, елей и сосен.

Прежде всего следует сказать, что едва ли не все деятели советского лесоведения и лесного хозяйства почерпнули представления об этих лесообразователях из известного учебника В. Н. Сукачева «Дендрология с основами лесной геоботаники» (1938). Сукачев был выдающимся профессором и в то же время деятельным исследователем с чрезвычайно широкими научными интересами. Его мнения были так авторитетны, что оставили у его учеников неизгладимые представления и об отечественных видах-лесообразователях. Тем более значительными для учеников Сукачева были его личные исследования и суждения об этих видах.

Следует, однако, сказать, что приведенные в указанном руководстве сведения, относящиеся к систематике наших лесообразователей из семейства сосновых, были основаны на научных представлениях, распространенных в 20-х годах (Pilger, 1926, цит. по: Бобров, 1978). Эти представления со временем устаревали, что несомненно понимали ученики Сукачева. Верные идеям своего учителя, они продолжили его работу, пошли дальше него, но строго держались его мнений и вели свои исследования в намеченном их учителем плане. Это совершенно ясно из их публикаций.

Обратимся к лиственнице. Польский ботаник Szafer (1913), руководствуясь в систематике политипическими представлениями немецкой школы и принимая во внимание мнение вековой давности о существовании особой русской лиственницы, предположил, что вид сибирская лиственница составлен четырьмя формами — типичной, культурной, русской и алтайской. В 1924 г. Сукачев, развивая мысль Шафера, полагал, что сибирская лиственница распадается на пять подвидов — польский, русский (Северо-Восток европейской России), обский, алтайский и енисейский. В учебнике 1938 г. подвиды были низведены к неопределенной экологической категории климатических экотипов. Н. В. Дылис (1947) принял идею учителя о политипичности сибирской лиственницы и, несколько изменив его подразделения, совершенно напрасно отличил в ранге особого вида лиственницу Сукачева на русском Севере, признавая в несколько ином объеме еще пять сибирских разновидностей. Нетрудно видеть, что идеи Сукачева (1924, 1938) стали основой специального исследования сибирской лиственницы, проведенного Дылисом. Сказанное отнюдь не уменьшает важности работы Дылиса, содержащей очень солидный и оригинальный материал по изменчивости этой лиственницы и данные о ее распространении. Преемственность некоторых ошибочных представлений Сукачева можно видеть и в другой работе Дылиса (1961) о восточносибирских и дальневосточных видах — работе, еще более значительной, чем первая.

Не менее очевидно прямое развитие суждений Сукачева и в исследовании его ученика Б. П. Колесникова. В работе Сукачева 1931 г. были ошибочно описаны дальневосточные лиственницы приморская и Любарского в ранге самостоятельных видов. В действительности они являются гибридами — первая двух, а вторая — трех видов. В этой работе Сукачев высказал предположение о том, что в Приморье будут открыты и другие новые виды лиственницы. В результате их и открыл Колесников (1946), описав еще три вида и наметив четвертый. В ранге видов им были описаны, однако, гибридные формы. Надо сказать, что Колесников хорошо изучил лиственницы Приморья и понял их природу, многократно отмечая их гибридность. Описав новые «виды» из Приморья, он лишь подтвердил прогноз, сделанный Сукачевым в 1931 г. Также было высказано предположение о том, что дальневосточные виды представляют собой две филогенетические ветви рода. Колесников и установил в этой связи два видовых цикла. Сказанное, я полагаю, достаточно хорошо показывает прямое развитие представлений учителя его учениками.

В замечаниях о моей обработке лиственниц Правдин настаивает на необходимости отличать лиственницу Сукачева, указывая на то, что, по Боброву, она отличается только морфологически и географически, в то время как она отличается и «по химизму». Нужно заметить, что у меня сказане (Бобров, 1978, с. 103), что северорусская лиственница и лиственница из Западной Сибири «не могут быть различены ни морфологически, ни географически, ни генетически, ни ценотически, ни кариологически». Более того, из замечаний, относящихся к геологической истории рода, очеиидио, что сибирская лиственница инляется единым видом, ареал которого некогда простирался от Енисея до восточных Карпат и Польской низменности. Некоторые различия ее отдельных популяций по химизму, конечно, вполне вероятны, если принять во внимание и химизм почвогрунтов, и просто различия местообитаний, и клинальную ивменчивость. Заметим, что не только я, но и другие ботаники (А. И. Толмачев был из них первым) не признавали самостоятельности лиственницы Сукачева. Известно, что и сам Сукачев очень скептически относился к ее обособленности.

Правдин более чем с сомнением отнесся к моим замечаниям об интрогрессивной гибридизации дальневосточных елей. В 1962 г. я впервые заметил своеобразие елей с верхнего Амура, почему и предположил интрогрессию сибирского и аянского видов. Потом, более внимательно изучая материал из Приморья, я высказал предположение, что на Дальнем Востоке в интрогрессию вступают еще две пары видов. Позднее я несколько раз безуспешно пытался привлечь внимание исследователей к этому явлению и в печати, и в публичных выступлениях. С большой радостью я узнал теперь, что на своеобразие и отличия среднеамурских елей обратил внимание на 115 лет раньше меня академик А. Миддендорф (1867), проезжавший в 1845 г. зимой из Удского острога па Иркутск, о чем он и сообщил в описании своего путешествия.

Правдин и ранее настороженно относился к явлению интрогрессивной гибридизации у елей. Достаточно сказать, что более тридцати лет прошло со времени моей первой публикации об интрогрессии западноевропейской и сибирской елей на Северо-Западе европейской части СССР и до выхода его книги (1975), где он с неохотой признал, наконец, это явление. Здесь уместно сказать и следующее. Моя публикация 1944 г. была замечена реферативным журналом (Esau, 1945), поместившим ее реферат в 1945 г. Этот реферат привлек внимание J. Wright (лесной факультет Мичиганского университета). В 1955 г. Райт в работе о скрещиваемости елей не только сразу признал описанное мною явление, но и поместил карту, на которую нанес территории, занятые на нашем Северо-Западе гибридными елями. Вслед за публикацией Райта в конце 50-х и середине 60-х годов появились работы четырех авторов в Канаде и США, описавших интрогрессивную гибридизацию американских видов ели в пограничных провинциях Канады и США, на западе континента и в прибрежных областях к востоку от Великих озер. Мы видим, что американские и канадские ученые интрогрессию у елей признали сразу и подтвердили ее распространение в Америке.

Обращаясь к замечаниям о моих выводах, касающихся сосны обыкновенной, следует прежде всего сказать, что и в книге Правдина (1964) сочинении, следует отметить, чрезвычайно важном и нужном, основу составляют представления Сукачева. Сукачев отличал у сосны два подвида, несколько климатических экотипов, некоторые эдафические экотипы, другие подразделения экотипов и многочисленные лузусы. Все это принято Правдиным и развито в этих же рамках далее, что можно видеть в умножении числа различаемых им единиц. Климатические экотипы автор рассматривает в ранге разновидности, стремясь придать экотипам таксономический ранг, полагая при этом, что каждой такой единице отвечает определенная географическая область. Известно, однако, что экотип — отнюдь не таксономическая категория, а понятие экологическое, объем и содержание которого очень неопределенны. Впрочем едва уловимо содержание и у категории «разновидность»; ее признают, может быть, лишь потому, что при классификации ею кое-как пользуются уже три века.

Правдин критикует меня за то, что я его упрекаю в необоснованности и даже произвольности разделения сосны обыкновенной на подвиды и многочисленные экотипы. Но ведь это верно — Правдин только предполагает, что его климатическим экотипам — разновидностям — отвечает определенная территория, что у каждого из экотипов европейской части СССР (даже не имеющих названий!) есть определенный физико-географический район. Очень показательно построение Правдиным подразделений у сибирского подвида сосны. Обсуждая этот вопрос, он полагает (Правдин, 1964, с. 142), что «на территории Сибири следует выделить районы, к которым должны быть приурочены климатические экотипы», и что «при выделении районов приходится ограничиться теоретическими предпосылками».

Вот эти предпосылки: 1) предположительная величина площади лесокультурного района в равнинной Сибири, 2) водоразделы главных рек, 3) граница вечной мерзлоты. На основании этого территория разделена Правдиным на пять районов — уральский, обский, енисейский, алтайский, якутский. К этим условным районам приписаны устанавливаемые им климатипы-разновидности: уральская, обская, енисейская, алтайская и якутская. Названия эти транскрибированы по латыни, тогда как сами растения никак не описаны и ничем не охарактеризованы. О растениях здесь в сущности нет речи. Спросим рецензента — почему он настаивает на том, что и это есть внутривидовая систематика растений? Ведь это лишь деление территории Западной Сибири на участки, предположительно отвечающие площади лесокультурного района.

В заключительных замечаниях рецензент дважды говорит о допущенных мною ошибках, вызванных, по его мнению, тем, что Бобров «продолжает стоять на типологической концепции». О том, что на этой позиции стоит не Бобров, а сам рецензент, было сказано ранее достаточно ясно; более того, нужно заметить, что и другие позиции Правдина отнюдь не сильны. Что же касается ошибок в моей книге, то ни на одну из них Правдин так и не указал. В его тексте заметна настороженность в отношении моих выводов, а также сомнения и даже неприязнь к ним. Все это нетрудно понять, если принять во внимание, что в книге много нового, неожиданного и противоречащего давним общепринятым представлениям. В рецензии Правдина я не нашел ни настоящего понимания моей работы, ни серьезной критики. Впрочем и эта рецензия полезна, так как она дала мне возможность привлечь внимание исследователей к принципиально важному вопросу о популяции и о расе-виде, а также к некоторым аспектам изучения «внутривидовой систематики».

ЛИТЕРАТУРА

Бобров Е. Г. 1944. Об особенности флоры эрратической области. Сов. бот., 2. — 1959. Развитие учения о расе и метода видовых рядов в русской систематической школе. Бот. ж., 44, 11. — 1978. Лесообразующие хвойные СССР. Л.

Дылис Н. В. 1947. Сибирская лиственница. М. — 1961. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. М.

Колесников Б. П. 1946. К систематике и истории развития лиственниц секции *Pauciseriales* Patschke. В кн.: Мат. по ист. фл. и раст., 2. М.; Л.

Миддендорф А. 1867. Путешествие на север и восток Сибири, 1, 4.

Правдин Л. Ф. 1964. Сосна обыкновенная. М. — 1975. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М. — 1979. *Е. Г. Бобров.* Лесообразующие хвойные СССР. Лесоведение, 6.

Скворцов А. К. 1972. В. Л. Комаров и проблема вида. Комаровские чтения, 24. Л.

Сукачев В. Н. 1924. К истории развития лиственниц. В кн.: Лесное дело. Л. — 1931. О двух новых ценных для лесного хозяйства древесных породах. Тр. иссл. по лесн. хоз. и лесн. пром., 18. Л. — 1938. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л.

Тимофеев-Ресовский Н. В., А. В. Яблоков, Н. В. Глотов. 1973. Очерк учения о популяции. М.

Esau K. 1945. *E. G. Bobrov.* Ob osobennosti flory erraticheskoi oblasti. Biol. Abstr., 196 : 1082.
Szafer W. **1913**. Beitrag zur Kenntniss der Lärche Eur-Asiens mit besonderer Berüchsichtigung der polnischen Lärche. Kosmos, 38. Krakov.
Wright W. **1955**. Species crossability in spruce in relation to distribution and taxonomy. Forest Sci., **1**, 7.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 II 1980.

SUMMARY

Investigation of species variation, usually interpreted as the study of intraspecific systematics, is not really an investigation of systematics. Study of species variation is to be a study of genetical structure of their populations. Modern concepts on population coincide with Korshinsky—Komarov ideas on race — species.

УДК 58.04 : 581.45

В. В. Петрушенко, Т. Н. Иванишина, Т. А. Пиндиченко

О НЕКОТОРЫХ ПОКАЗАТЕЛЯХ ОТВЕТНОЙ РЕАКЦИИ ЛИСТА НА ВОЗДЕЙСТВИЕ СЕРНИСТЫМ ГАЗОМ

V. V. PETRUSHENKO, T. N. IVANISHINA, T. A. PINDICHENKO.
ON SOME INDICES OF LEAF REACTION TO SULPHUR DIOXIDE INFLUENCE

Исследовалась реакция листа на воздействие SO_2 (5 мг/м^3, экспозиция 2.5 ч) по показателям индекса аэробности (rH_2), активности ионов натрия (pNa), pH, EH, а также фотоиндуцированного свечения (ФС) и фотоэлектрической активности (ФА) листа.

Через 1 ч после фумигации сернистым газом показатели rH_2, pH, EH, ФС и ФА имеют обратную зависимость от степени повреждаемости листа, а через 24 ч по мере образования некротических пятен на листе в не подвергшихся повреждению тканях скорость и направленность обменных процессов стабилизируются в новом режиме, что характеризуется соответствующими изменениями физико-химических показателей.

В последние годы в биологии возникло новое направление — промышленная физиология растений, занимающаяся изучением закономерностей взаимодействия растений с различными ингредиентами промышленных выбросов (Илькун, 1971; Козюкина, 1976; Jensen et al., 1976; Николаевский, 1979).

В данной работе исследуется вопрос о характере взаимодействия листьев растения с сернистым ангидридом — одним из наиболее распространенных токсичных газов. К настоящему времени установлено, что между повреждаемостью листьев и изменением некоторых физиолого-биохимических и других показателей существует определенная связь (Jensen et al., 1976; Спахова, Рязанцева, 1978).

Важная роль в проявлении этих реакций должна принадлежать системе мембран, обеспечивающих запасание и превращение энергии. Источником энергии, требующейся для прохождения этих реакций в тканях листа, может быть трансмембранный потенциал, который является конвертируемой и транспортабельной формой энергии в живой клетке (Скулачев, 1977) и может генерироваться через АТФ-азную систему (Gräber, Witt, 1976; Raven, Smith, 1976), а также в результате трансформации редокс-потенциала (EH) в ионный потенциал с участием пиридиновых нуклеотидов (Throm, 1971).

О характере процессов окисления хлорофилл-белкового комплекса клеток мезофилла листа можно судить по изменению интенсивности фотоиндуцированного свечения листьев (Владимиров, Литвин, 1965), которое связано с транспортом электронов при фотосинтезе, характеризует энергетическую загруженность пигментных фотосистем (Рубин и др., 1968; Венедиктов и др., 1972) и, как известно, коррелирует с фотоиндуцированными изменениями мембранного потенциала интактной клетки (Vredenberg, 1970).

Другими, не менее важными показателями состояния листа могут быть эндогенные факторы, определяющие скорость и направленность метаболических процессов, обеспечивающих образование конвертируемых форм энергии. К таковым относятся показатели pH и EH. Первый из них определяет возможность протекания биохимических реакций, и в частности характер электрогенной транслокации ионов через мембрану тилакоида (Mitchell, 1968; Raven, Smith, 1976; Gräber, Witt, 1976; Bulychev, Vredenberg, 1976; Rottenberg, 1977) и клетки (Bentrup, 1974, Fujii et al., 1978); показатель EH обеспечивает прохождение реакций в цепи переноса электронов и, вероятно, реакций, связанных с генерацией мембранного потенциала клетки (Throm, 1971).

Ранее нами были описаны изменения различных физико-химических показателей в листьях древесно-кустарниковых растений в условиях хронического загрязнения воздуха (Петрушенко, 1977). Оказалось, что сопряженность этих показателей друг с другом в таких условиях возрастает.

Параллельный контроль путем проведения сходных экспериментов при искусственной фумигации растений токсичными газами, по-видимому, поможет выяснить некоторые интимные процессы, лежащие в основе приспособительных реакций организма, и более четко разграничить первичные и вторичные изменения, вызываемые действием токсиканта. Изучение этих изменений в тканях при воздействии SO_2 явилось целью настоящего исследования.

Методика исследования

Объектами исследования были изолированные облиственные однолетние побеги различных видов древесно-кустарниковых растений, произрастающих в зоне с минимальным фоном загазованности воздушной среды: айлант высочайший *Ailantus altissima*, робиния обыкновенная форма шаровидная (акация белая) *Robinia pseudoacacia* f. *umbraculifera*, береза повислая *Betula pendula*, каштан конский *Aesculus hippocastanum*, тополь Болле *Populus bolleana*, чубушник венечный *Philadelphus coronarius*.

Пробы однолетних облиственных побегов отбирали в утренние часы и фумигировали на свету сернистым газом (концентрация около 5 мг/м^3). Фумигацию проводили в течение 2.5 ч в боксе 6БП1-ОС в токе газоной смеси при температуре воздуха 18—20° С. Такой способ в отличие от методики фумигации в замкнутой системе создает условия, более близкие к естественной среде обитания (Попов, Негруцька, 1974). В ходе фумигации в камере поддерживалось непрерывное освещение, что должно было создавать наиболее благоприятные условия для поступления газа в ткани и его включения в биохимические реакции при повышенном газообмене (Илькун, 1971; Garsed, Read, 1977; Jäger, 1977а, б). После проведения фумигации опытные образцы переносили в условия естественного светового режима и подвергали дальнейшему исследованию спустя 1 ч и на следующие сутки после фумигации.

Контроль за физико-химическими изменениями в листе включал несколько показателей.

1. Фотоиндуцированные изменения трансмембранного потенциала клеток листа. Для этого проводили поверхностное отведение (жидкостным контактом) разности потенциалов между листом и черешком листа и регистрацию биоэлектрической реакции листа на включение (ТС) и выключение (СТ) света по ранее использованной методике (Петрушенко, Славина, 1975).

2. Фотоиндуцированное свечение листьев. Этот показатель исследовали на специально собранной установке, состоящей из регистрирующей части на базе рентгеновского спектрометра «ССС» с фотоумножителем ФЭУ-35А и блока облучения, представляющего собой изолированную от света камеру с ячейкой для объекта. Облучение объекта одиночными импульсами света длительностью порядка 10^{-3} с проводили в автоматическом режиме, обеспечиваемом системой реле и двух затворов с электроприводами. Энергия облучения во всех вариантах опыта была одинаковой и составляла около 60 Дж. Кинетические кривые послесвечения опытных образцов регистрировали на самописце ЭПП-09М$_3$. Для повышения чувствительности установка снабжена предусилителем на интегральной схеме.

3. Величины pH, EH, буферные емкости pH (ΔpH) и EH (ΔEH), индекс аэробности (rH_2) и показатель активности ионов натрия (pNa) определяли в водных суспензиях из листьев по методике, использованной ранее (Петрушенко, 1977).

Степень повреждения листьев сернистым газом оценивали по 5-балльной шкале (Красинский, 1950), а также в процентах от общей площади листа.

Результаты и их обсуждение

Фотоэлектрическая активность

Фотоиндуцированные изменения потенциала наблюдались у многих видов растений (Лялин, 1964; Bentrup, 1974; Новак, Иванкина, 1975). По современным представлениям, эта реакция может быть вызвана изменением проницаемости мембран для ионов, а также электрогенной транслокацией ионов через мембраны в кооперативной системе клеток листа (Волков, Мисюк, 1971; Булычев и др., 1971; Адыгезалов, Гродзинский, 1977). Прохождение отдельных фаз реакции коррелирует с процессами фотосинтеза и дыхания (Рыбин и др., 1972; Адыгезалов, Гродзинский, 1976, 1977).

ТС-реакция листа обычно состоит из трех фаз (фаза начальной деполяризации — уменьшение потенциала по абсолютной величине, фаза гиперполяризации и фаза перехода в стационарное световое состояние). При рассмотрении этой реакции на клеточном уровне, пожалуй, наибольший интерес представляет фаза гиперполяризации. Реакция гиперполяризации обладает рядом свойств, формально сходных с процессом возбуждения: носит временный характер, имеет свой потенциалопределяющий ион (HCO_3^- или H^+), имеет порог по отношению к силе раздражителя (100 лк), не зависит от величины надпороговой силы раздражителя (Волков и др., 1971). При поверхностном отведении и регистрации фотоиндуцированных изменений трансмембранного потенциала листа ТС-реакция по характеру сходна с ТС-реакцией интактной клетки, но имеет противоположную полярность отдельных фаз (Волков, Мисюк, 1971).

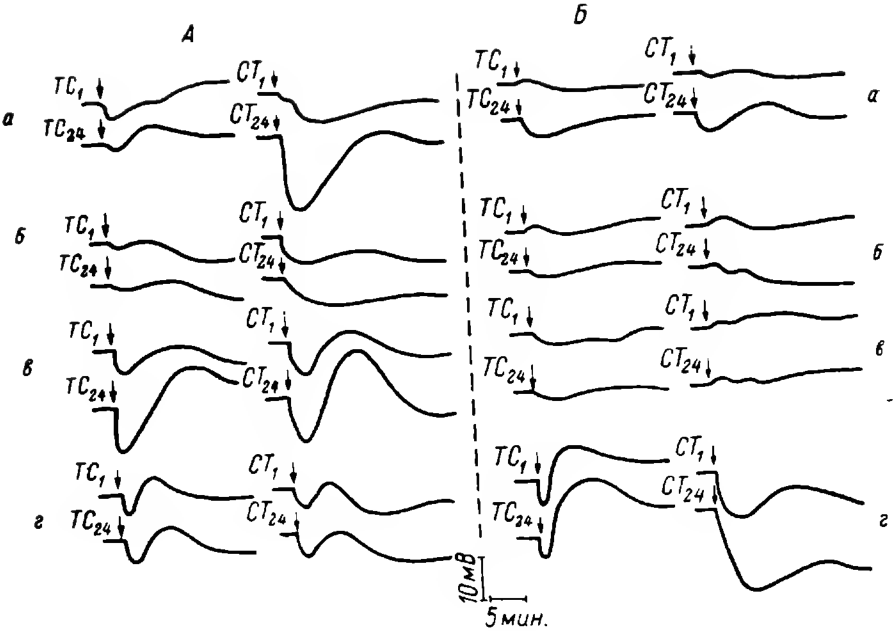
Фотоэлектрическая активность листа зависит от светового режима листа (Лялин, 1964; Адыгезалов, Гродзинский, 1976), минерального питания (Петрушенко, Славина, 1975; Зражевский и др., 1977), других условий внешней среды (Рыбин, Ефимов, 1970). Из этих данных видно, что неблагоприятные условия среды оказывают ингибирующее влияние на ход и амплитуду отдельных фаз реакции.

Сходная закономерность наблюдается и в условиях воздействия на лист сернистого газа.

У использованных для опыта листьев древесных растений ТС-реакция проходит менее выраженно, чем аналогичные трехфазные изменения мембранного потенциала изолированной растительной клетки (Волков и др., 1971) и изменения трансмембранной разности потенциалов между листом и корнем у травянистых видов (Петрушенко, Славина, 1975; Адыгезалов, Гродзинский, 1976, 1977). Как оказалось, даже у одного и того же вида эта реакция не всегда может быть описана как трехфазный процесс и чаще всего наблюдаются только две фазы (см. рисунок, *А*).

СТ-реакция у всех исследуемых растений также проходит в основном в две фазы, однако они имеют бóльшую амплитуду по сравнению с ТС-реакцией (см. рисунок, *А*).

У некоторых видов (см. рисунок, *А*, *а*, *в*) наблюдается тенденция к стабилизации отдельных фаз ТС—СТ-реакции спустя сутки после взятия проб, поэтому весьма вероятно, что у этих видов относительно малая амплитуда фотоэлектрического ответа листа в контрольных условиях на первоначальном этапе вызвана резким изменением условий жизнеобеспечения листа, а последующая стабилизация реакции отражает процесс приспособления листа к новым условиям среды.



Фотоэлектрическая активность листьев древесно-кустарниковых растений.

а — чубушник, *б* — тополь, *в* — каштан, *г* — анация.
А — ТС—СТ-реакция контрольных растений: TC_1—CT_1 — ТС—СТ-реакция через 1 ч, TC_{24}—CT_{24} — через 24 ч после взятия проб.
Б — ТС—СТ-реакция растений, фумигированных сернистым газом: TC_1—CT_1 — ТС—СТ-реакция через 1 ч, TC_{24}—CT_{24} — через 24 ч после фумигации.
Стрелками показано начало прохождения ТС—СТ-реакций.

Сходная тенденция имеет место и при фумигации листьев опытных растений сернистым газом (см. рисунок, *Б*). Особенно наглядно это проявлялось в тех случаях, когда предварительно зарегистрированная фотоэлектрическая реакция в контрольных условиях была достаточно хорошо выраженной. При этом наблюдаются подавление фотоэлектрических ответов листа спустя 1 ч и некоторая стабилизация реакции через сутки после проведения фумигации сернистым газом.

Фотоиндуцированное свечение

При изучении механизма процессов окисления в листьях под действием различных токсических агентов большие возможности открылись в связи с разработкой методов измерения и регистрации сверхслабых свечений (Тарусов и др., 1967; Агавердиев, Тарусов, 1973).

Применение этих методов, по-видимому, может оказаться полезным и для характеристики окислительных процессов в растительном организме в условиях промышленной среды (Мирошникова, Николаевский, 1974).

Представляет интерес явление послесвечения листьев, вызываемое облучением их прерывистым светом с помощью фосфороскопа (Веселова и др., 1973). В этом случае кривая свечения суммирует послесвечение, вызываемое последовательно подаваемыми импульсами света, а сам ход кривой отражает кинетику светового насыщения регистрируемых процессов. Развернутая характеристика затухания отдельной вспышки фотоиндуцированного свечения может быть получена при облучении объекта одиночным импульсом света (Рубин и др., 1968).

В нашем эксперименте при исследовании фотоиндуцированного свечения листьев под действием сернистого газа было установлено, что в контрольных условиях после облучения листа импульсом света наблюдается вспышка свечения, которая регистрируется на диаграммной ленте самописца в виде одновершинного пика. Кривая затухания послесвечения имеет экспоненциальную зависимость. При фумигации у всех видов растений спустя 24 ч отмечается тенденция к стабилизации характера свечения, причем энергия свечения в этом случае имеет прямую зависимость от степени резистентности вида к повреждению газом (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Влияние сернистого газа на послесвечение листьев древесно-кустарниковых растений (в относительных единицах)

Условия опыта	Тополь		Каштан		Чубушник		Береза	
	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт
Через 1 ч после фумигации	98	61	110	58	93	—	108	—
Через 24 ч после фумигации:								
при повреждаемости 10—20%	117	102	179	82	112	68	108	103
40—80%	117	90	179	—	112	40	108	56
80—100%	117	—	179	—	112	—	108	—

Примечание. Тире означает, что свечение не зарегистрировано.

В генерации послесвечения, возникающего в ходе обратных реакций фотосинтеза (Рубин и др., 1968), важная роль, по-видимому, принадлежит хлорофилл-белковому комплексу (Владимиров, Литвин, 1965). Вызываемое действием сернистого газа окисление хлорофиллового комплекса для рассматриваемого случая хорошо прослеживается в опытах с измерением энергии фотоиндуцированного свечения листьев (табл. 1).

Интересно также отметить, что в более поздний период вегетации — к окончанию ростовых процессов — разница между величинами пиков свечения в опыте и контроле уменьшается, однако скорость затухания свечения у фумигированных образцов намного выше, чем в контроле, в результате чего величина суммарной энергии послесвечения образцов, подвергшихся фумигации, по сравнению с контролем все же оказывается более низкой.

Можно предположить, что такое возрастание снечения листьев в более поздний период вегетации связано со старением листовой пластинки и сопутствующим ему снижением чувствительности листа к действию газа (Илькун, 1971; Попов, 1975).

Таким образом, фотоиндуцированное свечение листьев у исследованных видов древесно-кустарниковых растений в условиях фумигации сернистым газом претерпевает существенные изменения, которые проявляются в уменьшении интенсивности свечения и резком повышении скорости затухания этого процесса. Последнее приводит к уменьшению величины суммарной энергии свечения. Показатель суммарной энергии фотоиндуцированного свечения коррелирует с показателем степени повреждаемости листьев, что позволяет использовать его в диагностических целях.

Окислительно-восстановительные процессы в тканях листа

Изменение окислительно-восстановительных процессов в тканях листа на воздействие сернистым газом протекает по-разному в зависимости от вида растения и длительности послефумигационного периода. Спустя час после фумигации исследуемые виды растений по характеру изменения этих показателей условно можно разделить на две группы: 1) тополь Болле и каштан конский, у которых существенные различия в показателях опыта и контроля не обнаружились; 2) чубушник венечный и береза повислая — для этих видов характерны значительные изменения ряда показателей.

Через 1 ч после проведения фумигации в листьях чубушника и березы происходит подкисление клеточной среды и наблюдается значительное уменьшение ЕН. Снижение pH у этих видов в опыте составило 0.9 и 0.8 ед. pH, а уменьшение ЕН — 94 и 85 мВ соответственно (табл. 2). У тополя и каштана соответствующие изменения pH и ЕН были весьма незначительными, что должно свидетельствовать об относительно более высокой их устойчивости к сернистому газу (Илькун, 1971).

При поглощении растением кислых газов, как известно, происходит подкисление клеточного содержимого (Лялин, Ктиторова, 1976). Возможно, что подкисление суспензии из листьев березы и чубушника, наблюдаемое в наших экспериментах через 1 ч после фумигации, связано с усиленным поглощением сернистого газа растениями этих видов.

Другой показатель — ΔpH, характеризующий величину буферной емкости системы pH, — спустя 1 ч после фумигации практически не изменился у каштана и уменьшился на 0.5 ед. у тополя. У второй группы растений — чубушника и березы — этот показатель уменьшился на 1.0 и 0.66 ед. pH соответственно. В изменении показателя ΔЕН и pNa по результатам проведенных экспериментов соответствующие закономерности не выявляются. В изменениях rH_2 соблюдаются те же закономерности, что и с показателями pH и ЕН (табл. 2).

Анализируя полученные результаты, нельзя не обратить внимания на взаимосвязь изучаемых показателей с повреждаемостью растений сернистым газом. Как видно из табл. 3, по степени повреждения листьев (через 24 ч после фумигации) опытные виды располагаются в такой последовательности: береза (3.8 балла), тополь (3.3 балла), чубушник (3.1 балла), каштан (1.3 балла). С другой стороны, через 1 ч после фумигации в изменении физико-химических показателей (особенно rH_2) прослеживается примерно такая же зависимость.

Таким образом, у резистентных к данному токсиканту растений физико-химические показатели должны изменяться под его действием незначительно. В соответствии с этим незначительно должна изменяться и сопряженность этих показателей друг с другом (Петрушенко, 1977). У менее устойчивых видов на первоначальном этапе наблюдается резкий сдвиг в характере обменных процессов. В дальнейшем это сопровождается вторичными изменениями, выражающимися в образовании некротических пятен на листовой пластинке. Одновременно в не подвергшихся повреждению тканях скорость и направленность обменных процессов стабилизируются в новом режиме, причем этот переход происходит по-разному в зависимости от вида растения (табл. 2).

Уменьшение pH суспензии, по-видимому, в первую очередь обусловлено проницаемостью клеток для SO_2. При этом происходит деполяризация мембранного потенциала клетки (Лялин, Ктиторова, 1976). Наблюдаемое в наших опытах уменьшение pH, по-видимому, также приводит к деполяризации клетки.

В свою очередь ингибирование фотоэлектрических ответов листа сопровождается уменьшением интенсивности фотоиндуцированного свечения. Оба эти процесса имеют отношение к реакциям фотосинтеза (Vredenberg, 1970). Все это дает возможность связать указанные реакции с окислительно-восстановительными процессами в хлорофилл-белковом комплексе. Тогда становится объяснимой причина изменений ЕН, происходящих в тканях листа после фумигации сернистым газом.

Приведенные рассуждения позволяют объяснить действие SO_2 на лист следующим образом: проникая в межклетники и внутрь хлорофиллоносных клеток, SO_2 вызывает подкисление внутриклеточного pH и сдвиг ЕН. Обусловленное этим изменение градиента концентраций H^+ в системе клетка—среда, проницаемости и активности электрогенного переноса ионов водорода, а также транспорта электронов в редокс-цепи приводит к деполяризации трансмембранного потенциала клеток листа.

С учетом этого наиболее приемлемым может быть вывод, что повреждающее действие SO_2 обусловлено ингибированием ионтранспортных и электронтранспортных систем, связанных с первичными процессами фотосинтеза и сопряженными с ними реакциями в тканях зеленого

ТАБЛИЦА 2

Влияние SO_2 на физико-химические показатели в листьях древесно-кустарниковых растений (через 1 ч после фумигации)

	Тополь		Каштан		Чубушник		Берева	
	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт
pH	5.9±0.02	6.0±0.1	5.1±0.02	5.0±0.03	6.9±0.1	6.0±0.2	5.7±0.03	4.9±0.01
EH, мВ	280±4.0	284±3.0	366±4.0	377±3.0	357±2.0	263±11.0	330±3.0	245±6.0
ΔpH	2.9±0.03	3.0±0.04	2.9±0.01	2.4±0.04	4.1±0.1	3.1±0.2	3.32±0.04	2.66±0.07
ΔEH, мВ	125±7.0	85±7.0	111±4.0	398±4.0	104±2.0	28±4.0	62±1.0	64±2.0
rH_2	21.5±0.1	21.7±0.1	22.9±0.1	23.1±0.2	26.2±0.1	21.0±0.8	22.8±0.2	18.3±0.2
pNa	2.4±0.02	2.3±0.01	2.2±0.02	2.1±0.02	2.3±0.03	2.0±0.02	2.4±0.04	2.1±0.02

ТАБЛИЦА 3

Влияние SO_2 на физико-химические показатели в листьях древесно-кустарниковых растений (через 24 ч после фумигации)

	Тополь		Каштан		Чубушник		Берева	
	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт
PH	6.1±0.02	5.5±0.03	5.1±0.01	5.2±0.01	7.0±0.01	6.0±0.09	5.7±0.02	5.7±0.01
EH, мВ	267±2.0	279±2.0	346±5.0	267±4.0	320±4.0	337±5.0	321±6.0	310±5.0
ΔpH	3.1±0.01	2.4±0.05	2.6±0.05	2.5±0.03	4.0±0.03	2.6±0.01	3.2±0.03	2.5±0.05
ΔEH, мВ	97±6.0	118±5.0	120±4.0	100±9.0	112±8.0	77±3.0	70±6.0	48±6.0
rH_2	21.4±0.1	20.5±0.1	22.1±0.2	23.0±0.1	25.1±0.06	23.6±0.2	22.4±0.2	20.6±0.05
pNa	2.4±0.01	2.1±0.03	2.1±0.01	2.1±0.01	2.4±0.01	2.1±0.02	2.2±0.01	1.9±0.03
Средняя повреждаемость, в баллах	0	3.3	0	1.3	0	3.1	0	3.8

листа. Тем не менее нельзя не принять во внимание известные случаи, когда воздействие SO_2 приводило к снижению скорости фотосинтеза у древесных растений, не вызывая при этом видимого поражения листьев (Илькун, 1971; Jensen et al., 1976). Дальнейшая дифференциация рассмотренных реакций, по-видимому, позволит более точно установить локализацию действия SO_2 на метаболические процессы в тканях листа, в том числе на систему сопрягающих мембран, связанных с абсорбцией и трансформацией энергии света. Не исключено также прямое действие SO_2 на тилакоидные мембраны. В частности, наши дополнительные эксперименты по измерению ионных токов в суспензии изолированных хлоропластов *Triticum vulgare*, проведенные с помощью ионселективных электродов (Hind et al., 1974), показали, что фумигация листьев сернистым газом вызывает изменение кинетических кривых транслокации протонов и балансирующих потоков ионов натрия, калия и хлора через тилакоидные мембраны. Ответ на этот вопрос также смогут дать специальные эксперименты с воздействием SO_2 непосредственно на изолированные хлоропласты.

В целом полученные результаты подтверждают, что при воздействии SO_2 на первоначальном этапе в тканях листа происходит изменение скорости и направленности обменных процессов, сопряженность между которыми возрастает в зависимости от степени устойчивости данного вида, которая в дальнейшем может быть охарактеризована по степени повреждаемости листьев, определяемой визуально.

ЛИТЕРАТУРА

Агавердиев А. Ш., Б. Н. Тарусов. 1973. Влияние некоторых физико-химических факторов на интенсивность сверхслабого излучения растений. Биофизика, 18, 1.

Адыгезалов В. Ф., Д. М. Гродзинский. 1966. Изучение метаболической природы фотоиндуцированных биопотенциалов листа. Физиол. биохим. культ. раст., 8, 6. — 1977. Фотоиндуцированные изменения мембранного потенциала клеток палисадной паренхимы листьев пшеницы и кукурузы. ДАН УССР, Б, 3.

Булычев А. А., В. К. Андрианов, Г. А. Курелла, Ф. Ф. Литвин. 1971. Трансмембранный потенциал клетки и хлоропласта высшего наземного растения. Физиол. раст., 18, 2.

Венедиктов П. С., Д. Н. Маторин, А. Б. Рубин. 1972. Исследование послесвечения фотосинтезирующих организмов при возбуждении видимым светом. Сверхслабые свечения в биологии. Тр. МОИП, 39.

Веселова Т. В., В. А. Веселовский, В. В. Гриненко, В. С. Маренков, Ю. С. Поспелова, В. Ю. Фисенко. 1973. Длительное послесвечение листьев земляники при разных условиях оводненности. Физиол. раст., 20, 2.

Владимиров Ю. А., Ф. Ф. Литвин. 1965. О механизме сверхслабых свечений в биологических системах. Тр. МОИП, 21.

Волков Г. А., Л. А. Мисюк. 1971. Об интерпретации биоэлектрической реакции растения на раздражения на примере действия света. ДАН СССР, 197, 6.

Волков Г. А., Л. А. Мисюк, В. В. Петрушенко. 1971. Биоэлектрическая реакция растительной клетки на освещение. Электронная обработка материалов, 6.

Зражевский М. Н., В. И. Лавриненко, И. Д. Пономарева, Г. В. Цепков. 1977. Исследование биоэлектрической реакции озимой пшеницы при недостаточном минеральном питании. ДАН УССР, Б, 4.

Илькун Г. М. 1971. Газоустойчивость растений. Киев.

Козюкина Ж. Т. 1976. О некоторых эколого-физиологических показателях газоустойчивости древесных растений. Науч. докл. высш. школы, Биол. науки, 7.

Красинский Н. П. 1950. Теоретические основы построения ассортимента газоустойчивых растений. В кн.: Дымоустойчивость растений и дымоустойчивые ассортименты. Москва—Горький.

Лялин О. О. 1964. Некоторые закономерности биоэлектрической реакции листа растения на свет. Физико-химические основы происхождения биопотенциалов. Тр. МОИП, 9.

Лялин О. О., И. Н. Ктиторова. 1976. Экспериментальные способы смещения внутриклеточной кислотности и влияние внутриклеточного pH на электрогенный водородный насос растительной клетки. Физиол. раст., 23, 2.

Мирошникова А. Г., В. С. Николаевский. 1974. Допустимые нормы загрязнения воздуха для растений. Тр. МОИП, 50.

Николаевский В. С. 1979. Биологические основы газоустойчивости растений. Киев.

Новак В. А., Н. Г. Иванкина. 1975. Сравнительное изучение светоиндуцированных изменений электрических потенциалов растений. Физиол. раст., 22, 1.

Петрушенко В. В. 1977. Фізико-хімічна оцінка стану деревинно-чагарникових рослин в умовых промислового середовища. Укр. бот. ж., 34.

Петрушенко В. В., Н. Г. Славина. 1975. Фотоэлектрическая активность проростков пшеницы в связи с их онтогенезом и условиями питания. Физиол. биохим. культ. раст., 7, 3.

Попов В. А. 1975. Действие аммиака и окислов азота на древесно-кустарниковые растения и пути повышения их газоустойчивости. Автореф. канд. дис. Донецк.

Попов В. А., Г. М. Негруцька. 1974. Метод штучної фумігації рослин шкідливими газами в тоці повітря. В кн.: Інтродукція та експериментальна екологія рослин. Київ.

Рубин А. Б., А. С. Фохт, П. С. Венедиктов. 1968. Некоторые кинетические свойства процессов переноса электрона в первичных реакциях фотосинтеза. Физико-химические основы авторегуляции в клетках. Тр. МОИП, 28.

Рыбин И. А., А. К. Ефимов. 1970. Биоэлектрические потенциалы переходных состояний в различных условиях температуры и освещенности растения. Уч. зап. Уральск. гос. унив., Б, 113. 8. Свердловск.

Рыбин И. А., В. В. Оболонский, А. К. Ефимов. 1972. Зависимость переходной биоэлектрической реакции листа растения от спектрального состава света. Физиол. раст., 19, 6.

Скулачев В. П. 1977. Аденозинтрифосфат и трансмембранный потенциал ионов водорода — две конвертируемые и транспортабельные формы энергии в живой клетке. Успехи совр. биол., 84, 5.

Спахова А. С., Л. А. Рязанцева. 1978. Повреждаемость некоторых древесных растений сернистым газом. Физиол. раст., 25, 2.

Тарусов Б. Н., И. И. Иванов, Ю. М. Петрусевич. 1967. Сверхслабые свечения биологических систем. М.

Bentrup F. W. 1974. Lichtabhängige Membranpotentiale bei Pflanzen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 84, 4.

Bulychev A. A., W. J. Vredenberg. 1976. Effect of ionophores A 23187 and nigerecin on the light-induced redistribution of Mg^{2+}, K^+ and H^+ across the thylakoid membrane. Biochim. Biophys. Acta, 449, 1.

Fujii S., T. Shimmen, M. Tazawa. 1978. Light-induced changes in membrane potential in *Spirogyra*. Plant Cell Physiol., 19, 4.

Garsed S. Y., D. J. Read. 1977. Sulfur dioxide metabolism in soybean, *Glycine max* var. *Biloxi*. II. Biochemical distribution of $S^{35}O_2$ products. New Phytologist, 99, 3.

Gräber P., H. L. Witt. 1976. Relations between the electrical potential, pH gradient, proton flux and phosphorylation in the photosynthetic membrane. Biochim. Biophys. Acta, 423, 2.

Hampp R., J. Ziegler. 1977. Sulfate and sulfite translocation via the phosphate translocator of the inner envelope membrane of chloroplasts. Planta, 137, 3.

Hind G., H. G. Nakatani, S. Isawa. 1974. Light-dependent redistribution of ions in suspensions of chloroplast tilakoid membranes. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 71, 4.

Jäger H.-J. 1977*a*. Physiologische und biochemische Wirkungen von SO_2 auf Pflanzen. Phyton, 18, 1/2. — 1977*б*. Auswirkungen phytotoxischer Immisionen auf enzymatische Aktivität und Reaktionen. Angewandte Botanik, 51, 1.

Jensen K. F., L. S. Dochingon, A. M. Townsend. 1976. Pollution responses. Modern Methods in Forest Genetics, 9.

Mitchell P. 1968. Chemiosmotic coupling and Energy transduction. England, Bodmin, Glynn. Research. Ltd.

Raven J. A., F. A. Smith. 1976. The evolution of chemiosmotic energy coupling. J. theor. biol., 57, 2.

Rottenberg H. 1977. Proton and ion transport across the thylakoid membranes. In: Photosynthesis I, photosynthetic electron transport and phosphorylation. Ed. A. Trebst and M. Avron. Berlin.

Throm G. 1971. Einfluss von Hemmstoffen und des Redoxpotentials auf die lichtabhängige Änderung des Membranpotentials bei *Griffithsia setacea*. Zs. Pflanzenphysiol., 64. 4.

Vredenberg W. J. 1970. Chlorophyll a fluorescence induction and changes in the electrical potential of the cellular membranes of green plant cells. Biochim. Biophys. Acta, 223, 2.

Одесский государственный университет.

Получено 23 XI 1978.

SUMMARY

The reaction of a leaf to SO_2 (5 mg/m^3, 2.5 h exposition) has been investigated by the following indices: the aerobic index (rH_2), the Na^+ — activity index (pNa), pH, EH, and also those of the photo-induced illumination (PI) and photoelectric activity (PA) of a leaf.

During the first hour after the fumigation by SO_2 the indices rH_2, pH, EH, PI, and PA were directly depandent on the resistance of the leaf. In 24 hours, as necrosis spots appear on it, in the non-damaged tissues the velocity and direction of metabolic processes are being stabilised in different conditions, which is characterised by the conformable changes in the physical and chemical data.

УДК 581.9 (571.651)

А. В. Галанин

ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ УСТЬ-ЧАУНСКОГО БИОЛОГИЧЕСКОГО СТАЦИОНАРА (ЗАПАДНАЯ ЧУКОТКА)

A. V. GALANIN. FLORA AND VEGETATION OF THE UST-CHAUN BIOLOGICA STATION (WEST CHUKOTKA)

Представлены итоги изучения флоры и растительности Усть-Чаунского биологического стационара. Дан краткий очерк растительности, охарактеризовано распределение видов по типам местообитаний.

В августе 1974 г. мною проводилось ботаническое обследование территории Усть-Чаунского биологического стационара Института биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР. Работа осуществлялась в плане программы Чукотского отряда Полярной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Пользуясь случаем, выражаю самую искреннюю признательность сотрудникам стационара, оказавшим мне помощь и поддержку в осуществлении целого ряда маршрутов.

Чаунский биологический стационар расположен в нижнем течении р. Чаун в пределах Чаунской низменности, включающейся в общий контур Анюйско-Чукотской горной области Верхояно-Чукотской мезозойской складчатой страны (Баранова, Бискэ, 1964). Чаунская низменность представляет собой не затопленную морем окраинную часть области шельфа, простиравшейся в позднечетвертичное время к о. Врангеля и севернее его. Горно-долинные ледники среднечетвертичного и позднечетвертичного оледенений не покрывали эту территорию (Баранова, Бискэ, 1964). Таким образом, развитие растительного покрова здесь происходило непрерывно, по крайней мере на протяжении антропогена.

Исследованная территория находится вблизи районов, в которых ботанико-географические исследования последних лет позволили обнаружить тундро-степные группировки растительности (Юрцев, 1972, 1973, 1974). Однако все эти группировки были найдены в районах с весьма расчлененным рельефом (среднее течение р. Палявам, окрестности г. Певек, среднее течение р. Рау-Чуа, верхнее течение р. Пинейвеем в 60 км к западу от Усть-Чауна). Низменный же район со слабо расчлененным рельефом на Западной Чукотке в ботанико-географическом отношении исследован недостаточно. Имеются данные по конкретной флоре нижнего течения р. Чаун при впадении р. Чулек за 1968 г. Б. А. Юрцева и А. А. Коробкова, опубликованные лишь частично (Юрцев и др., 1973, 1975).

В общей сложности сетью пешеходных маршрутов была покрыта территория, приблизительно равная 300—400 км^2. Изучали по возможности разные фации и урочища дельтовой низменности, составляли геоботанические описания, флористические списки, собирали гербарий. Составлено более 150 геоботанических описаний.

Для Чаунской низменности характерен низкоарктический климат с продолжительной морозной зимой (средняя температура января —35°) и относительно теплым для данной широты летом (средняя температура июля 10°), осадков за год выпадает около 200—300 мм, причем 100 мм из них — жидкие (Клюкин, 1960). Вегетационный период длится 3—3.5 месяца.

Рельеф района очень однообразен. Это совершенно плоская озерно-аллювиальная равнина, расчлененная множеством русел и рукавов и представляющая дельтовую область рек, текущих с Анюйского и Чукотского нагорий (реки Чаун и Нлляваам имеют общее русло). Гидрографическая сеть столь густа, что площадь суши едва ли больше площади, занятой поверхностью текущих вод и озер. Течение реки медленное, река периодически подпруживается приливами и нагонными ветрами с моря, что обусловливает отложение мелких частиц. Однако по мере удаления от устья реки осадки становятся крупнее (мелкая галька в сочетании с песком) и примерно в 14—20 км вверх по течению наряду с песчаными пляжами встречаются обширные галечники. Поверхность равнины поднята над уровнем воды на 2—3 м в нижнем течении и на 3—5 м в 15—20 км от устья. Неудивительно, что русла рек Чаунской низменности непрерывно меняют свое положение и вся равнина покрыта слоем современных илистых, песчаных и галечных наносов. Перемещение русел происходит в половодье.

Во время северных и северо-западных штормов в реку нагнетается так много воды, что все устье заливается на 10—15 км. Благодаря этому приморские галофиты заходят далеко вверх по реке. Часть озер периодически затопляется соленой водой, которая угнетающе действует на многие виды растений. Во время южных ветров уровень воды в реке падает на 1—2 м и обнажаются огромные песчаные отмели площадью в десятки и сотни гектаров. Эти отмели совершенно свободны от растительности. В такие моменты заросли прибрежно-водных злаков *Arctophila fulva* и *Dupontia psilosantha* похожи на роскошные сухие пойменные луга.

Вся низменность в районе стационара представляет собой широкую речную долину. В мезорельефе выражены многочисленные округлые углубления, вероятно, термокарстового происхождения, с торфянистым дном, почти до краев наполненные водой. Уровень воды в таких озерах на 2—3 м выше, чем в реке. Наряду с явно термокарстовыми широко распространены старичные озера с песчаным дном, которые к тому же ориентированы в виде цепочек и соединены друг с другом постоянными или временными протоками. Во время паводка эти озера сообщаются с основным руслом.

Изредка над равниной возвышаются торфяные бугры-балгунняхи (гидролакколиты) высотой 7—8 м, на вершинах которых находят приют растения, характерные для сухих горных тундр: *Hierochloë alpina*, *Festuca brachyphylla*, *Luzula confusa*, *Salix sphenophylla* и др.

Кроме термокарстовых процессов, в Чаунской низменности широко распространено морозное растрескивание субстрата, в результате которого образуются многоугольники диаметром от 2 до 30 м и более. Таким образом, несмотря на однообразный макрорельеф, аллювиальные и термокарстовые процессы, явления мерзлотного выпучивания и растрескивания субстрата, а также периодическое засоление во время штормов создают довольно своеобразный и обширный спектр условий для растительности.

В районе стационара хорошо выделяются две полосы: 1) полоса, подверженная засолению. Тянется от берега губы вверх по течению на 10—15 км; 2) полоса, не подверженная засолению. Начинается в 10—15 км от побережья и простирается к югу. Граница между этими полосами весьма нечеткая, так как уровень воды в заливе поднимается на разную высоту в зависимости от силы штормов.

На основании визуальных наблюдений и камеральной обработки геоботанических описаний произведена типизация местообитаний. Каждый тип местообитаний характеризуется определенным положением в мезо- и макрорельефе, растительностью, набором видов, характером почв, увлажнением. Таким образом, в понятие местообитания нами включаются как факторы экономические, так и факторы ценотические. Ниже приводится перечень выделенных типов местообитаний с их краткой характеристикой.

Местообитания полосы засоления [1]

1. Сырые низкотравные приморские луговины, часто заливаемые морскими водами. Основу травостоя здесь составляют *Calamagrostis deschampsioides*, *Dupontia psilosantha*, *Carex glareosa*, *C. rariflora* и др., при меньшем обилии встречаются *Saussurea nuda*, *Wilhelmsia physodes*, *Mertensia maritima* и др.

2. Относительно сухие приморские луговины, часто заливаемые морскими водами. Наиболее обычными в этих группировках являются *Festuca cryophila*, *Deschampsia borealis*, *Artemisia borealis*, *Wilhelmsia physodes*, *Rumex sibiricus*, *Bromus pumpellianus* и др.

3. Песчаные заиленные сырые пляжи. Растительность этих местообитаний часто носит фрагментарный характер. Здесь встречаются *Caltha arctica*, *Stellaria crassifolia*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Senecio congestus*, *Carex glareosa*, *Calamagrostis deschampsioides*.

4. Сухие песчаные речные пляжи, заливаемые только во время сильных паводков. Здесь развиты редкотравные пойменные луга из *Arctophila fulva*, *Arctagrostis arundinacea*, *Matricaria grandiflora*, *Rumex arcticus*, *Calamagrostis deschampsioides*, *Dupontia psilosantha*, *Carex subspathacea*.

5. Обрывы коренного берега, подмываемые рекой. Субстрат торфянистый, хорошо минерализованный. Растительность кустарничково-травянистая куртинная (*Betula exilis*, *Spiraea stevenii*, *Ledum decumbens*, *Polygonum tripterocarpum*, *Calamagrostis holmii*, *Empetrum subholarcticum*, *Salix pulchra*, *S. alaxensis*).

6. Наиболее высокие, обдуваемые, хорошо дренируемые краевые участки коренного берега реки. Микрорельеф бугорковатый. Растительность представлена кустарничковыми тундрами с хорошо развитым моховолишайниковым покровом. Из цветковых здесь весьма обильны *Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea* s. l., *Empetrum subholarcticum*, *Betula exilis*, *Polygonum tripterocarpum*, *Luzula confusa*.

7. Полигонально-валиковые тундровые сырые болота. Это один из наиболее широко распространенных в районе типов растительности. На полигонах с избыточным застойным увлажнением очень много гипновых мхов, из цветковых доминируют *Carex stans*, *C. rotundata*, *Salix fuscescens*, *Eriophorum russeolum*, *Andromeda polifolia*. На валиках преобладают кустарнички *Ledum decumbens*, *Betula exilis*, *Empetrum subholarcticum*, *Salix pulchra*. Нередко вдоль валиков в таких тундрах тянутся трещины, заполненные водой. Растительность по берегам трещин имеет темно-зеленый цвет и состоит из *Eriophorum polystachyon*, *Carex stans*, *C. rariflora*, *C. rotundata*, *Eriophorum russeolum*.

8. Тундры с плоскобугристым микрорельефом. Возникают, возможно, на месте полигонально-валиковых болот в результате морозного выпучивания грунта с образованием полигонов, а также при усилении дренажа в местах, подмываемых рекой. Так, в условиях берегового яра бугристость выражена очень резко, бугры достигают высоты 1 м и более при поперечнике в 5—10 м. В таких условиях возникают лишайниково-кустарничковые группировки из *Betula exilis*, *Empetrum subholarcticum*, *Ledum decumbens*, *Arctous alpina*, *Salix pulchra*.

9. Сырые заболоченные берега озер. Заняты осоковыми тундрами. Здесь наряду с гигрофитами — *Carex rariflora*, *C. stans*, *Dupontia psilosantha*, встречаются и галофиты *Dendranthema hultenii*, *Calamagrostis deschampsioides*.

10. Незаболоченные, более или менее нормально увлажненные берега озер. Субстрат песчаный, задернение 50—60%. В таких местах встречаются ивнячково-злаковые луговины (*Sulix ovalifolia*, *Festuca cryophila*, *Deschampsia borealis*, *Poa alpigena* var. *colpodea*, *Alopecurus alpinus*, *Dendranthema hultenii*, *Calamagrostis deschampsioides* и др.).

---

[1] Сюда отнесены и незасоленные высокие участки данной полосы.

11. Водная и прибрежно-водная растительность озер. Возле уреза воды в зоне слабого засоления чистые заросли образуют *Arctophila fulva* и *Eriophorum scheuchzeri*, которые иногда растут и вперемешку. В воде встречаются *Hippuris vulgaris*, *Callitriche palustris*, *Ranunculus pallasii*, *Utricularia minor*, *Sparganium hyperboreum*, *Potamogeton filiformis*.

Местообитания полосы, не подверженной засолению

12. Сырые заиленные песчаные пляжи. На них встречаются: *Deschampsia borealis*, *Artemisia borealis*, *Rumex sibiricus*, *Tanacetum boreale*, *Rumex graminifolius*, *Roegneria confusa*.

13. Сухие песчаные пляжи и галечники. Здесь распространены редкотравные луга (*Elymus interior*, *Taraxacum ceratophorum*, *Roegneria borealis*, *R. confusa*, *Salix kolymensis*, *S. alaxensis* и др.) и ивняки из *Salix pulchra*, *S. alaxensis*, *S. kolymensis*, под пологом которых встречаются *Pedicularis sceptrum-carolinum*, *Rosa acicularis*, *Luzula multiflora* s. l., *Pyrola incarnata*.

14. Обрывы коренного берега с куртинной и фрагментарной растительностью (*Chamerion angustifolium*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Hedysarum obscurum*, *Polygonum tripterocarpum*, *Festuca brachyphylla*, *Pedicularis capitata* и др.).

15. Наиболее обдуваемые, хорошо дренируемые «прибровочные» участки коренного берега. Микрорельеф бугорковатый. Растительность — моховолишайниково-кустарничковая тундра (*Empetrum subholarcticum*, *Arctous alpina*, *Ledum decumbens*, *Salix glauca*, *S. sphenophylla*, *Vaccinium vitis-idaea* s. l., *Antennaria friesiana* и др.).

16. Небольшие депрессии и краевой части коренных берегов рек, стариц и временных проток. Здесь встречаются заросли ольхового стланика, достигающие в высоту 2.5 м. Кроме *Alnus fruticosa*, здесь весьма обильны *Salix alaxensis*, *S. pulchra*, *Chamerion latifolium*, *Alopecurus alpinus*, *Pedicularis sceptrum-carolinum*, *Tanacetum boreale*, *Artemisia glomerata*, *Arctous erythrocarpa*.

17. Задернованные береговые склоны стариц и временных проток. Растительность в виде ивняков, ольховников, перемежающихся с небольшими лужайками (*Salix kolymensis*, *S. pulchra*, *Alnus fruticosa*, *Leymus interior*, *Festuca rubra*, *Equisetum arvense*, *Astragalus alpinus*, *Castilleja rubra*, *Arctagrostis arundinacea*, *Luzula multiflora* s. l., *Polygonum viviparum*, *Tanacetum boreale*, *Stellaria fischerana*, *Valeriana capitata*).

18. Задернованные днища стариц. Сырые осоково-пушицевые тундровые болота. В них доминируют *Carex stans*, *Comarum palustre*, *Eriophorum polystachyon*, регулярно встречаются *Calamagrostis holmii*, *Ledum decumbens*, *Betula exilis*, *Eriophorum russeolum*, *Poa arctica*.

19. Полигонально-валиковые тундровые болота. От подобных болот полосы засоления отличаются несущественно. Основные виды: *Carex stans*, *Eriophorum polystachyon*, *E. medium*, *Carex rariflora*, *Salix fuscescens*, *Andromeda polifolia*, *Comarum palustre*, *Betula exilis*.

20. Бугорковатые тундры. Занимают наиболее возвышенные участки низменности. Здесь преобладают гипоарктические кустарнички *Ledum decumbens*, *Empetrum subholarcticum*, *Betula exilis*, *Arctous alpina*, *Polygonum tripterocarpum*, *Pedicularis labradorica*, *Arctagrostis latifolia*.

21. Сырые заболоченные берега озер. Осоковые тундры со значительной примесью разнотравья (*Carex stans*, *C. capitata*, *C. rariflora*, *Valeriana capitata*, *Pedicularis capitata*, *P. labradorica*).

22. Водная и прибрежно-водная растительность старичных озер весьма богата. Здесь, помимо *Hippuris vulgaris* и *Sparganium hyperboreum*, обнаружено несколько редких в тундровой зоне видов: *Potamogeton filiformis*, *Myriophyllum spicatum*, *Callitriche palustris*.

23. Водная и прибрежно-водная растительность термокарстовых озер беднее по видовому составу. Здесь встречаются *Arctophila fulva*, *Hippuris vulgaris*, *Ranunculus pallasii*.

Местообитания горы Нейтлин

На западе, юге и востоке Чаунскую низменность обрамляет пологоувалистая равнина с отдельными сопками высотой до 600 м над ур. м. Мы совершили экскурсию на гору Нейтлин, расположенную к юго-западу от устья р. Чаун и к югу от Чаунской губы. Пологий склон горы в нижней части сложен глинистыми сланцами, далее сланцы сменяются роговиками, окружающими гранитную вершину. Склоны горы сильно террасированы, ступени террас около 30 м высоты. Как небольшие террасы, так и склоны в верхней части сложены глыбами гранита. Лишь на обширных нагорных террасах в нижней части склонов сопки скапливается мелкозем и развиты разнотравно-кустарничково-моховые сырые тундры, в которых задернованность поверхности достигает 70—80%. Со всех сторон гору окружают обширные шлейфы, занятые бугорковатыми гипоарктическими осоково-кустарничковыми тундрами с доминированием *Carex lugens*. Следует отметить, что в тундрах и болотах дельтовой низменности *C. lugens* практически отсутствует. Для массива горы Нейтлин нами выделены следующие типы местообитаний.

24. Нижние и средние части шлейфов склонов с осоково-кустарничковой растительностью. В них доминируют *Betula exilis*, *Ledum decumbens*, *Empetrum subholarcticum*, *Vaccinium uliginosum*, *Carex lugens*, *Salix fuscescens*, *S. pulchra*, *Arctagrostis latifolia*.

25. Верхние части шлейфов склонов и конусов выноса. Осоково-кустарничково-разнотравные тундры (*Betula exilis*, *Salix pulchra*, *Carex lugens*, *Polygonum tripterocarpum*, *Pedicularis capitata*, *Anemone sibirica*, *Valeriana capitata*).

26. Щебнистые выходы на шлейфах склонов. Как правило, это невысокие уступы на шлейфе, хорошо укрываемые в зимнее время снегом. Задернованность субстрата составляет 40—60%. Наиболее обильными являются *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Diapensia obovata*, *Arctous alpina*, *Betula exilis*, *Empetrum subholarcticum*, вместе с ними встречаются *Anemone sibirica*, *Festuca brachyphylla*, *Antennaria friesiana*, *Oxytropis czukotica* (=*O. tschuktschorum* Jurtz. p. max. p. quoad plantas), *Selaginella sibirica*.

27. Нивальные кассиоповые тундры у подножья склонов на относительно сухих щебнистых субстратах. Наряду с *Cassiope tetragona* в этих группировках произрастают *Polygonum tripterocarpum*, *Diapensia obovata*, *Luzula nivalis*, *Valeriana capitata*, *Senecio frigidus*, *Vaccinium uliginosum*.

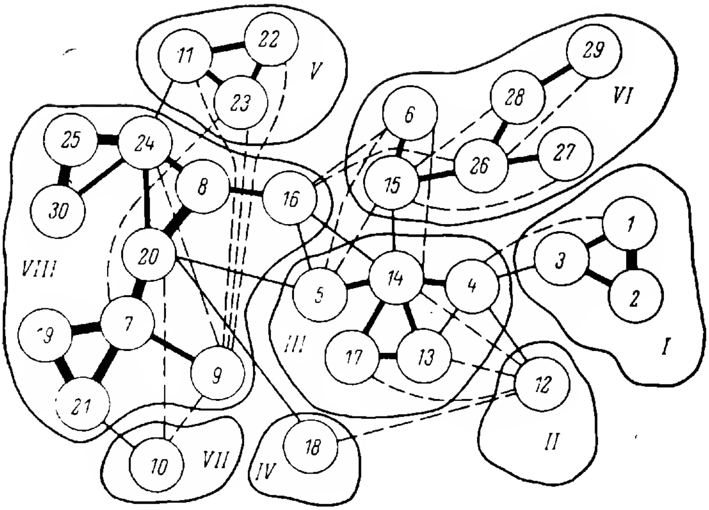
28. Сухие щебнистые склоны в нижней части. Пятнистые разнотравно-кустарничковые тундры. В их состав входят *Dryas punctata*, *Salix phlebophylla*, *Hierochloë alpina*, *Empetrum subholarcticum*, *Oxytropis czukotica*, *Ledum decumbens*, *Potentilla uniflora*, *Arctous alpina*, *Selaginella sibirica*, *Poa glauca*.

29. Куртинная растительность крупноглыбистых склонов и небольших террас в верхней и средней частях склонов. Здесь встречаются *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Hierochloë alpina*, *Potentilla elegans*, *Empetrum subholarcticum*, *Spiraea stevenii*, *Luzula confusa*, *Potentilla uniflora*.

30. Растительность обширных нагорных террас. Здесь наблюдается смешение влаголюбивых видов с видами, характерными для сухих горных тундр: *Dryas punctata*, *Diapensia obovata*, *Cassiope tetragona*, *Salix sphenophylla*, *S. phlebophylla*, *Hierochloë alpina*, *Salix pulchra*, *Carex lugens*, *Eriophorum vaginatum*, *E. polystachyon*.

Указанные типы местообитаний охватывают все основное разнообразие ландшафта. В таблице приводится список видов флоры окрестностей Усть-Чаунского стационара. Для каждого вида указано распределение по типам местообитаний.

На основе геоботанических описаний дана оценка активности видов в каждом типе местообитаний по пятибалльной шкале: 1 — вид встречается спорадично с низким обилием; 2 — вид встречается спорадично, но со значительным обилием; 3 — вид встречается регулярно, но с малым



Граф флористического сходства типов местообитаний окрестностей Усть-Чаунского биологического стационара.

Кружки с номером — типы местообитаний (их описание дано в тексте под теми же номерами); *римские цифры* — группы местообитаний (классы); *жирные линии*, соединяющие кружки, — сходство, по Жаккару, более 50%; *средней толщины* — сходство более 40, но менее 50%; *тонкие сплошные* — сходство более 30, но менее 40%; *штриховые* — сходство более 20, но менее 30%.

обилием; 4 — вид встречается регулярно, во многих местообитаниях данного типа обилен; 5 — вид встречается регулярно и в большей части местообитаний данного типа обилен.

По нашим данным, флора окрестностей Усть-Чаунского биологического стационара насчитывает 252 вида и расы высших сосудистых растений. Ведущими по числу видов семействами являются злаки (34 вида), осоковые (31), сложноцветные (25), ивовые (15), гвоздичные (14), лютиковые (13), крестоцветные (12), норичниковые (12), камнеломковые (10), розоцветные (14), гречишные (8), бобовые (7). Ведущими родами являются осока (15 видов), ива (15), мытник (10), лютик (8), вейник (5), звездчатка (5), лапчатка (5) и крестовник (5 видов). Таксономическая структура флоры весьма сходна с таковой района среднего течения р. Рау-Чуа на Западной Чукотке (Галанин, 1977) и района среднего течения р. Эргувеем на Восточной Чукотке (Галанин, 1973).

Попарное сравнение выделенных типов местообитаний с целью выявления их флористического сходства позволило построить граф флористического сходства (см. рисунок). Расчет сходства производился по формуле Жаккара, учитывалось только присутствие-отсутствие видов в типах, обилие или активность при этом не учитывались. Более подробно методика изложена нами ранее (Галанин, Васильева, 1976; Галанин, 1977, 1979). На графе кружки с номерами обозначают соответствующие типы местообитаний. Более сходные типы соединены более толстыми линиями и расположены ближе друг к другу.

Анализ графа показывает, что по набору видов все типы местообитаний можно разделить на несколько групп: *I* — приморские низкотравные луговины; *II* — сырые заиленные песчаные пляжи рек вне полосы засоления; *III* — местообитания низкой поймы с незаиленными субстратами; *IV* — заболоченные днища стариц вне полосы засоления; *V* — водная и прибрежно-водная растительность; *VI* — сухие разнотравно-кустарничковые тундры, которые представляют экологический ряд от сухих обдуваемых участков коренного берега рек до щебнистых и каменистых склонов сопок; *VII* — луговины по берегу озер; *VIII* — тундры надпойменных террас и пологих шлейфов склонов сопок. Последнюю группу можно разделить на подгруппы: заболоченные осоковые тундры по берегам озер (9), сырые полигонально-валиковые болота (7, 19, 21), бугорковатые тундры (8, 20), Распределение видов флоры района Усть-Чаунского биологического стационара по типам местообитаний

Вид	Номер типа местообитаний																													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	2	
Dryopteris fragrans (L.) Schott																												1		
Equisetum variegatum Schleich.			1									1						1												
E. arvense L.			2					1		2		2	2	2		3	3	1		1				1	2					2
E. fluviatile L.																						3								
Lycopodium selago L. ssp. *arcticum* Tolm.																									1		1			
Selaginella sibirica (Milde) Hieron.																												3		
Sparganium minimum Wallr.											4											4	2							
S. hyperboreum Laest.											1											2	2							
Potamogeton filiformis Pers.											1											1	1							
P. subsibiricus Hagstr.																						1								
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.													1	1	1										1	2	3	4	4	2
H. pauciflora R. Br.																		1				2								
Alopecurus alpinus Smith		3	2	3								2	2	2			1													
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb.	1	2			2	1		1		2				2	2	2	2			1				2	2					1
A. arundinacea (Trin.) Beal				1	2							2	2	2																
Agrostis trinii Turcz.			1	2	1							1	1	1																
Calamagrostis deschampsioides Trin.	5	3	4	2					1		2																			
C. purpurea (Trin.) Trin.				2	2							1	2	2		1	1													
C. lapponica (Wahlenb.) C. Hartm.																										1	1	2		
C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb.				1	1								1	2																
C. holmii Lange			1				1		1			2	1	1				1	1	1				1						1
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev.		1	2	3	1							2	2																	
Trisetum spicatum (L.) K. Richt.														1			1										1			
Poa malacantha Kom.													1		1											1	1	2	1	1
P. pratensis L.													1	1		1														
P. arctica R. Br.							2	1	1	2								2	1	1	2			1	1					1
P. glauca Vahl				1	1	1							2	1	1											1	2			
P. alpigena (Blytt) Lindm.	2	3	2	3					1			2	2								1									
P. alpigena var. *colpodea* (Th. Fries) Scholand.	2	2	2	1					1			1	1								1									
P. paucispicula Scribn. et Merr.																	1													
Dupontia psilosantha Rupr.	2	1	2				1		1		1	2									1									
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.			3						1		2	4									1	5	2							
Phippsia algida (Soland.) R. Br.	1		2									2																		
Puccinellia phryganodes (Trin.) Scribn. et Merr.	2	2	2																											
P. cf. *tenella* (Lange) Holmb.	1	1	1																											

Festuca rubra L. s.				1									2																	
F. cryophila V. Krecz. et Bobr.				2	1								2	1																
F. brachyphylla Schult. et Schult. fil.				1	1								2	1	1											1	1	3	1	1
F. auriculata Drob.													1														1		2	
Bromus pumpellianus Scribn.				1									2	1			1													
Roegneria borealis (Turcz.) Nevski				1								1	1																	
R. confusa (Roshev.) Nevski												1	1																	
Leymus villosissimus (Scribn.) Tzvel.	1	3	1	1																										
L. interior (Hult.) Tzvel.			1	1								2	1																	
Eriophorum polystachyon L.			1		1		3	1	4	2	4	1						4	4	1	4	2	2	2	1					2
E. vaginatum L.							2	4	2						1	2		2	3	4	2			3	3					2
E. brachyantherum Trautv. et Mey.																								1	1					
E. callitrix Cham.																									1					1
E. scheuchzeri Hoppe			2						1	1		3									1	2								
E. russeolum Fries							2		3		1							2	2		1	1	1							
E. medium Andress.							1		2		1							1	1		1	1	1							
Eleocharis acicularis (L.) Roem. et Schult.												1										1								
Carex capitata L.							1											2	2		1									
C. obtusata Liljebl.																												1		
C. rupestris All.																												2		
C. glareosa Wahlenb.	2	2	2	1																										
C. tripartita All.												1					2								1					
C. aquatilis Wahlenb.																						1								
C. stans Drej.	2	2					2	1	2	2	4	2		1				2	2	1	2	4	4	2	2					1
C. lugens H. T. Holm																								3	4		1			3
C. subspathacea Wormsk. ex Hornem.	2	1	2																											
C. misandra R. Br.																									1					1
C. rotundata Wahlenb.							3	1	2		1							3	3	1	2	1	1							
C. podocarpa R. Br.																									1					1
C. rariflora (Wahlenb.) Smith	3	1					2	1	2		1							1	1	1	1									
C. algida Turcz. ex V. Krecz.																		1	1		1			1	1					1
C. mackenziei V. Krecz.									2		1																			
Juncus filiformis L.												1																		
J. arcticus Willd.												1																		
Luzula wahlenbergii Rupr.																			1	1	1			1						
L. confusa Lindeb.				1		1							1		1											2	3	3	4	1
L. nivalis (Laest.) Spreng.																	1								2		2			1
L. tundricola Gorodk. ex V. Vassil.																		1	1					1	1					1
L. multiflora (Ehrh.) Lej.				1									1	1			2													
L. unalaschkensis (Buchenau) Satake																	1													
Veratrum oxysepalum Turcz.																1	1								1					1
Allium schoenoprasum L.												1					1	1												

Продолжение

Вид	Номер типа местообитаний																													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Salix tschuktschorum A. Skvorts.																									3	1	2	1		2
S. lanata L. s. l.				1									1	1		2	1	1												
S. hastata L.													1																	
S. alaxensis Cov.				1	1							1	2	1			1	1												
S. krylovii E. Wolf												1	2	2			2													
S. glauca L.						1							1		1											1				
S. pulchra Cham.				2	2	1	1	3	1	2		1	3	2	2	3	3	2	1	3	1			2		1				1
S. pulchra var. *anadyrensis* (Floder.) A. Skvorts.				2									3	1		1	3	1												
S. kolymensis Seemen													2																	
S. phlebophylla Anderss.																												2		1
S. polaris Wahlenb.																	1										1			
S. sphenophylla A. Skvorts.						1									1											2		2		1
S. fuscescens Anderss.							2		2									3	3		2			2	1					1
S. reticulata L.																									3					3
S. rotundifolia Trautv.	1	3	2	3					1	1																				
Betula exilis Sukacz.				2	2	3	2	4		2		1	3	2	5	5	4	2	1	4	1			3	3	2	2			2
Alnus fruticosa Rupr.				1		1							4	2	4	4	1	1		1					2	2				
Oxyria digyna (L.) Hill												1					1										1			
Rumex graminifolius Lamb.			1	1								2	3	1																
R. sibiricus Hult.			2	1								2	2																	
R. arcticus Trautv.	1	2	1	1							2	2	1					1			1									
Polygonum viviparum L.										1		2					2	2			1			2	2					1
P. tripterocarpum A. Gray				1	2	3		2					2	3	4	3	3	1		3				1	1	3	3	1		2
P. bistorta L. ssp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky																								1	1		1			1
Koenigia islandica L.			2									2																		
Claytonia acutifolia Pall. ex Schult.																				1				1	2					1
Stellaria edwardsii R. Br.			1	1								1	1																	
S. crassifolia Ehrh.	1	1	1									1																		
S. humifusa Rottb.	1	1	1	1								1																		
S. ciliatosepala Trautv.								1		1			2	1	1	2	2	1		1				1	1	2	1			1
S. fischerana Ser.				1								1	1																	
Cerastium maximum L.				1									1			1														
Minuartia macrocarpa (Pursh) Ostenf.																										1		2		2
M. arctica (Stev. ex Ser.) Graebn.													1													2		2		1
Honckenya peploides (L.) Ehrh.	2	3	2	1																										

Arenaria tschuktschorum Regel													1		1											1		1		
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl													1			1	1													
Wilhelmsia physodes (Ser.) McNeill			1	1								1	1																	
Silene stenophylla Ledeb.													1															1	1	
Melandrium apetalum (L.) Fenzl													1																	
Dianthus repens Willd.																												1		
Caltha arctica R. Br.												1						1				1								
Aconitum delphinifolium DC. s. l.				1				1				1	1	1	1	1	1	1		1				1	1	1				1
Anemone richardsonii Hook.												1				1	1	1												
A. sibirica L.													1													1	2	2	2	1
Batrachium trichophyllum (Chaix) Bosch, s. l.																						1								
Ranunculus reptans L.											1											2	2							
R. sulphureus C. J. Phipps																	1							1	2					3
R. nivalis L.																									1		2			
R. pygmaeus Wahlenb.																	1										2			
R. pallasii Schlecht.											1											2	2							
R. hyperboreus Rottb.											2																			
R. gmelinii DC.											1											2	1							
Papaver lapponicum (Tolm.) Nordh.													1													1	1			1
Eutrema edwardsii R. Br.												1												1	1					
Descurainia sophioides (Fisch. ex Hook.) O. E. Schulz						1						1	1	2																
Erysimum pallasii (Pursh) Fern.																												1		
Cardamine bellidifolia L.												1					1										1			1
C. pratensis L. s. l.												1	1			1	1	1												
C. hyperborea O. E. Schulz			1									1																		
Arabis media N. Busch													1																	
Parrya nudicaulis (L.) Regel													1											1	2	1	2			1
Draba nivalis Liljebl.													1															1		
D. cinerea Adams													1													1		1		
D. hirta L.													1												1	1				
Saxifraga nelsoniana D. Don				1	1			1				1	2	1	2	3	1			1				1	1	1				1
S. foliolosa R. Br.			1				1		1			1						1	1		1	1	1	1	1					1
S. hieracifolia Waldst. et Kit.												1					1	1												
S. nivalis L.																												1	1	1
S. firma Litv. ex Losinsk.													1														1	3	3	
S. hirculus L.																		1						1	1					1
S. cernua L.												1							1	1	1			1	1					1
S. rivularis L. s. l.										1																				
Chrysosplenium alternifolium L.												1						1			1	1								
Parnassia palustris L.												1						1												
Ribes triste Pall.																1														

Продолжение

Вид	Номер типа местообитаний																													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Spiraea stevenii (Schneid.) Rydb.														1	1	1												1		
Rubus chamaemorus L.							1	3	1							1		1	2	4	2			2	2					1
R. arcticus L.													2	1			3	1												
Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz													2				1													
Comarum palustre L.									1		2							1			2	4	3							
Potentilla egedii Wormsk.	2	3	1	2																										
P. nivea L.													1															2		
P. uniflora Ledeb.													1													1		4	2	
P. elegans Cham. et Schlecht.																												1	3	
P. stipularis L.													1													1		2		
Novosiveresia glacialis (Adams) F. Bolle																												1		2
Dryas punctata Juz.																										2	1	4	2	
Sanguisorba officinalis L.																1														
Rosa acicularis Lindl.													1	1	1	1	1											2		
Astragalus umbellatus Bunge												1	2																	
A. frigidus (L.) Bunge													1																	
A. alpinus L.				1								1	2				1													
Oxytropis czukotica Jurtz.																										1		1	1	1
O. maydelliana Trautv.													1													1	1	3	1	1
Hedysarum obscurum L. s. l.													2	1	2	1	1									1	1			1
Lathyrus aleuticus (Greene) Pobed.		1		1																										
Callitriche hermaphroditica L.											1											1								
C. palustris L.											1											2	1							
Empetrum subholarcticum V. Vassil.					2	4	1	4	1	2			3	2	4	5	4	1	1	4	1			2	2	3	4	2	1	2
Viola epipsiloides A. et D. Löve													1	1			1													
Chamerion latifolium (L.) Holub		1	1	3								2	3	1	1		1													
Ch. angustifolium (L.) Holub														2																
Epilobium palustre L.										1	1	1						1			1									
E. davuricum Fisch. ex Hornem.										1								1			1									
Myriophyllum spicatum L.											1											1								
Hippuris vulgaris L.										1	2							1				4	2							
Cicuta virosa L. s. l.											1																			
Pyrola incarnata (DC.) Freyn						1		1					2	1	2	2	2			1				1	1	1	1	1		
P. grandiflora Radius													2	1	1	1	2													
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud.					1	2	1	2					2	1	3	4	4	2	4	2				2	3	4	4	3	3	2
Rhododendron parvifolium Adams																										1	1	1		

Cassiope tetragona (L.) D. Don																									1	1	4	1		2
Andromeda polifolia L.							2	1	2	1						2		2	2	1	2	1	2	2	2					1
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench																		1												
Arctous erythrocarpa Small				1									3	1			1													
A. alpina (L.) Niedenzu					1	2		1					1	1	3	3	2			1						2	1	2		
Vaccinium vitis-idaea L. s. l.					1	2		1					2	2	2	1	2			1				1	1	2	2	3		1
V. uliginosum L. s. l.				2	1	2	1	2	1	2			2	1	3	4	4	1	1	3	1			2	3	3	4	2	1	3
Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai																											3	2	2	1
Androsace ochotensis Willd. ex Roem. et Schult.																												1	2	1
A. bungeana Schischk. et Bobr.													1	1			1													
A. septentrionalis L.													1													1	1	1		
Armeria arctica (Cham.) Wallr.		1	1	1								1	1																	
Gentiana algida Pall.																	1								1					
G. glauca Pall.				1	1							1	2	1		1	3	1												
Polemonium boreale Adams				1	1							1	2	1		1	2	1												
P. acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult.													1				1													
Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge																									1					
E. chamissonis DC.																											1			1
Mertensia maritima (L.) S. F. Gray	2	3	2	3																										
Dracocephalum palmatum Steph.																												1		
Lagotis minor (Willd.) Standl.																									1			1		2
Castilleja rubra (Drob.) Rebr.													2				1													
Pedicularis sceptrum-carolinum L.												1	2				1													
P. amoena Adams ex Stev.																												2		
P. labradorica Wirs.						1		2							1					2				1	1					
P. pennellii Hult.																		1	1		1									
P. lapponica L.						1	1	1								1		1	1	1	1			1	1					1
P. oederi Vahl																									2					1
P. sudetica Willd.							1	1	1									1	1		1									
P. villosa Ledeb.												1				1		1												
P. adamsii Hult.																										1				
P. langsdorffii Fisch. ex Stev.																								1	1					
Utricularia ochroleuca R. Hartm.											1											1								
Galium verum L.													1	1																
Linnaea borealis L.													1				1													
Valeriana capitata Pall. ex Link						1			1			1	3	1		1	2	1		1				1	1	1	1			1
Aster sibiricus L.													2																	
Antennaria friesiana (Trautv.) Ekman													1		1											2	1	2		
A. villifera Boriss.				1	1								2	2		1	1													
Matricaria grandiflora Britt.				1						3			2	1																
Tanacetum bipinnatum (L.) Sch. Bip.		2		2	1							1	2	1																
T. boreale Fisch. ex DC.													1	1																

Продолжение

Вид	Номер типа местообитаний																													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Dendranthema hultenii (A. et D. Löve) Tzvel.	2	3	2	1																										
Artemesia kruhsiana Bess.													1														1			
A. glomerata Ledeb.													2																	
A. tilesii Ledeb.				1	1								3	3			2													
A. borealis Pall.													2	2																
A. subarctica Krasch.				1	1							1	2	2			3									1	2	1		1
A. leucophylla (Bess.) Turcz. ex Clarke s. l.													1				1													
Nardosmia glacialis Ledeb.																											1			
N. gmelinii Turcz. ex DC.													2				1													
N. frigida (L.) Hook.													2			1	2			1				1	1					
Arnica iljinii (Maguire) Iljin													2															2		
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.																1		1	1	1				1	1		1			1
S. tundricola Tolm.													1														1	1		
S. campestris (Retz.) DC. s. l.																											1	1		
S. frigidus (Richards.) Less.																									2					2
S. congestus (R. Br.) DC.	1	1	1	1	1					2		1	1	1																
Saussurea nuda Ledeb.	2	2	2	1																										
Taraxacum ceratophorum (Ledeb.) DC. s. l.				1									1	1			1													
T. arcticum (Trautv.) Dahlst.																	1										1			

заросли ольховника в понижениях надпойменной террасы (16) и разнотравно-осоково-кустарничковые сырые тундры шлейфов склонов сопок и обширных нагорных террас (24, 25, 30).

Выявленная флористическая структура во многом аналогична таковой растительного покрова района среднего течения р. Рау-Чуа (Галанин, 1977). Основное отличие в том, что в районе стационара имеется серия местообитаний низкотравных приморских луговин, которая на Рау-Чуа отсутствует. Сухие щебнистые местообитания представлены слабо. Особенностью Чаунской низменности являются и ольховники (16), занимающие во флористическом отношении промежуточное положение между четырьмя группами местообитаний. По всей вероятности, это реликтовый тип растительности, который в эпоху голоценового оптимума занимал здесь доминирующее положение.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР. 1962—1975. Тт. 1—7. М.; Л.

Баранова Ю. П., С. Ф. Бискэ. 1964. История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. Северо-Восток СССР. М.

Галанин А. В. 1973. Эколого-ценотические элементы конкретной флоры (их выделение и анализ). Бот. ж., 58. 11. — 1977. Анализ распределения растений по типам местообитаний (на примере района равнинно-горного ландшафта среднего течения р. Рау-Чуа Западной Чукотки). Бот. ж., 62, 8. — 1979. Экотопологическая структура флоры хребта Куркуре (Восточный Алтай). Бот. ж., 64, 10.

Галанин А. В., Н. А. Васильева. 1976. Флористическая структура ландшафта дельты Немана. Фитогеографическая, флористическая и геоботаническая характеристика приморской растительности. Калининград.

Клюкин Н. И. 1960. Климатологический справочник по Северо-Востоку СССР. Магадан.

Определитель высших растений Якутии. 1974. Новосибирск.

Толмачев А. И. 1974. Введение в географию растений. Л.

Юрцев Б. А. 1972. Степные сообщества Чукотской тундры и проблема плейстоценовой «тундростепи». В кн.: Пробл. изуч. четвертичн. периода. М. — 1973. Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры. Бот. ж., 58, 7. — 1974. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.

Юрцев Б. А., А. В. Галанин, Т. Г. Дервиз-Соколова, А. Е. Катенин, Ю. П. Кожевников, А. А. Коробков, В. В. Петровский, Т. В. Плиева, В. Ю. Разживин, Н. М. Тараскина. 1973. Флористические находки в Чукотской тундре, 1. Нов. сист. высш. раст., 10.

Юрцев Б. А., А. В. Галанин, Т. Г. Дервиз-Соколова, А. Е. Катенин, А. А. Коробков, Т. И. Королева, В. В. Петровский, Т. В. Плиева, В. Ю. Разживин, Н. М. Тараскина. 1975. Флористические находки и Чукотской тундре, 2. Нов. сист. высш. раст., 12.

Сыктывкарский государственный университет. Получено 11 I 1979.

SUMMARY

A concise description of the vegetation from Ust-Chaun biological station is given. On the basis of visual observations and the treatment of geobotanical descriptions 30 area types, which cover the whole of ecological diversity of the landscape, have been pointed out.

252 species and the area types for each of them have been listed. A comparative study of all the area types for establishing their floristic affinity according to Jacquard was carried out. The results of them have been presented as graph. All the area types are divided into the classes, part of them being heterogenous; the classes are divided into the subclasses.

УДК 578.087.1 : 581.45 : 582.796

Б. Р. Васильев, А. С. Дариев, С. Ф. Колодяжный

О СВЯЗИ МЕЖДУ ПРИЗНАКАМИ СТРОЕНИЯ ЛИСТА У ВИДОВ ТРИБЫ *HIBISCEAE (MALVACEAE)*

B. R. VASSILIEV, A. S. DARYEV, S. F. KOLODYAZHNY. ON THE RELATIONS BETWEEN THE LEAF CHARACTERS IN THE TRIBE *HIBISCEAE* (*MALVACEAE*)

Изучена коррелятивная изменчивость 19 признаков листа у 53 видов трибы *Hibisceae*. Обнаружено, что форма листьев в трибе практически столь же изменчива, как и их размеры. Морфологические признаки, как правило, в 2 раза пластичнее анатомических. Строение верхней эпидермы разнообразнее, чем нижней. Корреляционная структура выявляется наиболее четко на уровне связи $|r| \geqslant 0.5$. Основная плеяда характеризует экологический тип листа — степень его ксероморфности. Небольшие размеры листа мальвовых коррелируют с удлиненностью его пластинки, относительной укороченностью черешка, амфистоматностью, густым жилкованием и высоким коэффициентом палисадности. Вторая плеяда — плеяда рассеченности пластинки листа, а третья — включает признаки, определяющие степень мелкоклеточности покровных тканей. Анализируется максимальный корреляционный путь и делается заключение о том, что прочность связи между признаками строения сформированных листьев у видов трибы *Hibisceae* коррелирует с этапами формирования листа. Обсуждается возможность применения изученных анатомических и морфологических признаков в систематике мальвовых.

Триба *Hibisceae* включает треть всего видового состава сем. *Malvaceae*. Она насчитывает около 50 родов (Fryxell, 1968).

Ранее уже предпринимались попытки использовать признаки строения вегетативных органов для построения внутри- и межродовой системы указанной группы растений. Однако данные о строении листа, приводимые разными авторами (Goward, 1949; Mayep, 1954; Fryxell, 1965; Waalkes, 1966; Дариев, 1975, 1976 и др.) в качестве характеристики отдельных видов, сопоставить трудно.

Задачей данной работы было исследовать степень изменчивости и характер взаимосвязи ряда анатомических и морфологических признаков листа в трибе *Hibisceae* с целью выявить возможность их применения в систематике этой группы.

Нами изучено 53 вида из 10 родов трибы *Hibisceae*.

СПИСОК ИССЛЕДОВАННЫХ ВИДОВ ТРИБЫ *HIBISCEAE* REICHENB.

Род *Kokia* Lewton (2) *

K. rockii Lewton
K. drynarioides Lewton

Род *Thespesia* Soland. ex Corr. (14)

T. grandiflora DC.
T. populnea Corr.
T. lampas Dalz. et Gibs.
T. danis Oliv.
T. campylosiphon Rolfe

Род *Gossypioides* Skov. (2)

G. kirkii Skov.

Род *Hampea* Schlecht. (17)

H. integerrima Schlecht.
H. trilobata Standl.
H. mexicana Fryx.

Род *Gossypium* L. (36)

G. sturtianum Willis var. *sturtianum*
G. sturtianum Willis var. *nandevarense* Fryx.

---

* В скобках указано число видов, входящих в состав рода.

G. robinsonii F. Muell.
G. australe F. Muell.
G. bickii Prokh.
G. thespisioides F. Muell.
G. flaviflorum Tod.
G. trilobum (Sessé et Mogino ex DC.) Skov.
G. thurberii Tod.
G. gossypioides (Ulbr.) Standl.
G. aridum (Rose et Standl.) Fryx.
G. lobatum Gentry
G. armourianum Kearn.
G. klozshianum Anderss.
G. davidsonii Kell.
G. raimondii Ulbr.
G. herbaceum L. ssp. *africanum* Mauer
G. arboreum L. ssp. *obtusifolium* Mauer
G. stocksii Mast.
G. incanum (Schwartz) Hilc.
G. somalense Hutch.
G. longicalyx Hutch. et Lee
G. tomentosum Nutt. ex Seemen
G. hirsutum L. ssp. *tricuspidatum*
G. darwinii Watt

Род *Cienfuegosia* Cav. (24)

C. gerrardii Hochr.
C. hildebrandtii Garcke
C. welschii Garcke
C. somaliana Fryx.
C. digitata Cav.
C. jucatanensis Millsp.
C. heterophylla Garcke
C. tripartita Gürke
C. affinis Hochr.

Род *Senra* Cav. (4)

S. arabica Webb
S. nubica Webb
S. incana Cav.

Род *Dicellostyles* Benth. (2)

D. axillaris Benth.

Род *Julostylis* Thwites (1)

J. angustifolia Thwites

Род *Kydia* Roxb. (3)

K. calycina Roxb.
K. glabrescens Mast.
K. jujubifolia Griff.

Основной материал был получен из Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР и Всесоюзного института растениеводства ВАСХНИЛ. Мы использовали также живые коллекции Института экспериментальной биологии растений АН УзССР и Института селекции и семеноводства МСХ СССР (Ташкент). Часть образцов нам любезно предоставил доктор P. Fryxell с опытной станции сельскохозяйственных культур Техасского университета (США).

Исследовано морфологическое и анатомическое строение сформированных листьев средней части вегетативного побега каждого вида в 15—20-кратной повторности. Исходная матрица была подготовлена так, что каждому виду соответствовало одно среднее арифметическое значение каждого признака. Изготовление анатомических препаратов и измерение параметров осуществлялись с применением общепринятых методик. Признаки, использованные для описания листа, приведены на рис. 1 и в табл. 1.

Цифровые данные были подвергнуты статистической обработке на ЭВМ М-222 в вычислительном центре Ленинградского государственного университета. Основные результаты получены с помощью программы корреляционного анализа, возможности которой более подробно изложены в работе Б. Р. Васильева и Н. С. Ростовой (1977).

У изученных родов трибы *Hibisceae* листья от цельных, цельнокрайных (*Hampea*, *Thespesia*, *Dicellostyles*, *Julostylis*, *Kydia*), реже мелкогородчатых или зубчато-городчатых (*Cienfuegosia*, *Senra*) до 3—7-лопастных (чаще 3—5-лопастные — *Thespesia*, *Gossypium*, *Gossypioides*, *Kokia*, *Cienfuegosia*, *Senra*), с острой, заостренной или тупой верхушкой и сердцевидным, реже округлым (*Kydia*, *Dicellostyles*, *Julostylis*, *Senra*) основанием. Размеры пластинки листа варьируют от 13 мм длины и 3 мм ширины (*Cienfuegosia*) до 200 мм длины и ширины (*Gossypioides*, *Kokia*, *Hampea*), длина черешка от 3 (*Cienfuegosia*) до 200 (*Kokia*) мм.

Как правило, однако, лист среднего размера, широкий, чаще цельный, с относительно длинным черешком, тонкий, дорсивентральный, гипостоматный, умеренной слойности. Коэффициент палисадности высокий, жилкование густое, устьиц много, мелкоклеточность тканей и густота опушения умеренные (табл. 2).

Коэффициенты вариации у большинства изученных признаков высокие ($\overline{CV}=97.3\%$). Подобные признаки, по нашему мнению, трудно использовать для общей характеристики трибы и для классификации таксонов более

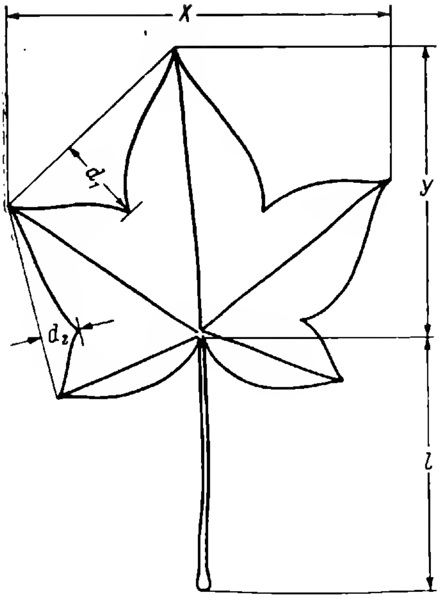


Рис. 1. Внешний вид и изученные признаки морфологического строения листа представителей трибы *Hibisceae* (на примере *Gossypium darwinii*).

Обозначения см. в табл. 1.

высокого ранга. Но применить их при таксономических построениях в пределах изученной группы родов представляется возможным.

Форма листа оказалась в пределах трибы *Hibisceae* практически столь же изменчивой, как и его размеры. Морфологические признаки, как правило, пластичнее анатомических (в среднем — почти в 2 раза). Строение верхней эпидермы разнообразнее, чем нижней.

Наименьшим уровнем изменчивости ($CV < 33\%$) характеризуются устьичный коэффициент ($k_{\text{у}}$), коэффициент палисадности ($k_{\text{п}}$), толщина листа (h) и густота жилкования (nrv). Степень рассеченности пластинки листа (d_1, d_2, d_1/Y, d_2/Y) и ее опушенность ($N_{\text{ввэ}}$, $N_{\text{внэ}}$) отличаются очень высоким коэффициентом вариации — более 100%. Анализ показал, что кривые распределения этих признаков, а также длины черешка (l), числа клеток нижней и верхней эпидерм ($N_{\text{кнэ}}$, $N_{\text{квэ}}$), числа устьиц на абаксиальной стороне листа ($N_{\text{унэ}}$) достоверно отклоняются от нормальной формы (табл. 2). Они эксцессивные и характеризуются положительной асимметрией. Это может быть связано с гетерогенностью исследуемой группы видов, но заставляет нас внимательно проанализировать и биологическую сущность использованных признаков.

Средний уровень связи полного набора признаков (средняя арифметическая величина модулей коэффициентов парной корреляции) низкий —

ТАБЛИЦА 1

Признаки строения листа, изученные у видов трибы *Hibisceae*, и их обозначения

Признак	Обозначение
Длина пластинки листа, мм	Y
Максимальная ширина пластинки листа, мм	X
Длина черешка, мм	l
Глубина выемки первого порядка, мм	d_1
Глубина выемки второго порядка, мм	d_2
Толщина листовой пластинки, мкм	h
Коэффициент палисадности мезофилла, * %	$k_{\text{п}}$
Густота жилкования, мм/см^2	nrv
Число основных клеток верхней эпидермы на 1 мм^2	$N_{\text{квэ}}$
Число основных клеток нижней эпидермы на 1 мм^2	$N_{\text{кнэ}}$
Число устьиц верхней эпидермы на 1 мм^2	$N_{\text{увэ}}$
Число устьиц нижней эпидермы на 1 мм^2	$N_{\text{унэ}}$
Число волосков верхней эпидермы на 1 мм^2	$N_{\text{ввэ}}$
Число волосков нижней эпидермы на 1 мм^2	$N_{\text{внэ}}$
Устьичный коэффициент, ** %	$k_{\text{у}}$
Коэффициент удлиненности листовой пластинки, %	X/Y
Коэффициент черешчатости листа, %	l/Y
Относительная величина выемки первого порядка, %	d_1/Y
Относительная величина выемки второго порядка, %	d_2/Y

* Отношение толщины палисадной ткани к толщине всего мезофилла.

** Устьичный коэффициент вычислялся по формуле

$$k_{\text{у}} = N_{\text{унэ}}/(N_{\text{унэ}} + N_{\text{кнэ}}).$$

ТАБЛИЦА 2

Характеристики признаков строения листа в трибе *Hibisceae*

Признак	Размерность	$\bar{X} \pm S_X$	σ	min	max	CV	A	E
Y	мм	75.1 ± 5.4	39.3	15.3	165.0	52.3	0.23	—0.94
X	мм	73.2 ± 6.4	46.6	4.2	190.0	63.7	0.61	—0.75
l	мм	48.1 ± 6.2	44.9	2.4	190.0	93.4	1.52	1.62
d_1	мм	8.8 ± 2.3	17.3	0.0	82.0	195.6	2.45	5.84
d_2	мм	2.7 ± 1.0	7.2	0.0	35.0	265.2	3.11	9.70
h	мкм	187.3 ± 6.9	49.9	110.0	300.0	26.7	0.46	—0.45
$k_{\text{п}}$	%	55.9 ± 2.0	14.7	22.0	100.0	26.2	0.44	0.40
nrv	мм/см^2	775.0 ± 34.0	247.5	350.0	1598.0	32.8	0.74	1.32
$N_{\text{квэ}}$	клеток/мм^2	1166.4 ± 81.9	596.5	512.0	3800.0	51.1	2.87	9.64
$N_{\text{кнэ}}$	клеток/мм^2	1407.9 ± 73.9	537.7	628.0	4000.0	38.2	2.37	8.75
$N_{\text{увэ}}$	устьиц/мм^2	102.0 ± 10.7	77.3	0.0	280.0	75.8	0.31	—0.73
$N_{\text{унэ}}$	устьиц/мм^2	299.6 ± 19.1	138.8	40.0	750.0	46.3	1.24	1.53
$N_{\text{ввэ}}$	волосков/мм^2	13.0 ± 3.4	24.8	0.0	110.0	191.0	2.65	6.23
$N_{\text{внэ}}$	волосков/мм^2	40.3 ± 10.3	75.1	0.0	400.0	186.4	3.10	9.95
$k_{\text{у}}$	%	17.9 ± 0.5	3.9	11.1	27.4	21.9	0.50	—0.32
X/Y	%	98.7 ± 4.9	35.4	17.8	161.5	35.9	—0.36	—0.57
l/Y	%	64.2 ± 5.1	37.2	5.4	148.5	57.9	0.41	—0.55
d_1/Y	%	11.4 ± 2.5	17.9	0.0	78.6	156.9	1.65	2.27
d_2/Y	%	3.3 ± 1.0	7.5	0.0	31.8	231.0	2.31	4.76

Примечание. Обозначения признаков те же, что в табл. 1. $\bar{X}$ — средняя арифметическая, S_x — ошибка средней арифметической, σ — среднее квадратическое отклонение, min, max — минимальное и максимальное значение признака соответственно, CV — коэффициент вариации, A — показатель асимметрии, E — показатель эксцесса.

$\overline{|r|}=0.255$ (табл. 3). Отметим, что (при $n=53$ вида) корреляции между изученными признаками строения листа в трибе *Hibisceae*, превышающие 0.277, являются достоверными на доверительном уровне $P_0 < 0.05$. Ширина листовой пластинки имеет максимальный средний коэффициент связи $\overline{|r|}=0.382$ и является индикатором матрицы. Таким образом, именно ширина листа у мальвовых несет мaксимум информации о других признаках его строения. Высоким уровнем связи с прочими характеристиками отличается также длина черешка. Число волосков на 1 мм^2 верхней и нижней эпидермы, устьичный коэффициент, толщина листа слабо коррелируют с остальными признаками.

По методу Л. К. Выханду (1964) на основе матрицы парных корреляций построен максимальный корреляционный путь между признаками строения листа (рис. 2). Минимальный уровень связи в пределах полученного дендрита достаточно высокий — $|r|=0.333$. Наиболее четко корреляционная структура выявляется на уровне связи $|r| \geqslant 0.5$.

В основную плеяду входят признаки размеров листа (Y, X, l), его формы (X/Y, l/Y) и некоторые экологические показатели — густота жилкования, коэффициент палисадности, число устьиц на 1 мм^2 верхней эпидермы.

Крупные листья мальвовых отличаются, таким образом, относительно большой шириной и длинным черешком, гипостоматностью, редким жилкованием, низким коэффициентом палисадности. В то же время небольшие размеры листа коррелируют с удлиненностью его пластинки, относительной укороченностью черешка, амфистоматностью, густым жилкованием и высоким коэффициентом палисадности. Эта основная плеяда характеризует главным образом экологический тип листа — степень его ксероморфности, а выявленные связи носят в первую очередь функциональный характер, так как подобные корреляции обнаружены у представителей покрытосемянных различного систематического положения.

Абсолютные и относительные величины лопастей пластинки листа (d_1, d_2, d_1/Y, d_2/Y) формируют вторую плеяду, которую можно назвать плеядой рассеченности листа.

Третья плеяда включает в себя число эпидермальных клеток на 1 мм^2 верхней и нижней эпидерм, а также число устьиц на 1 мм^2 нижней эпи-

ТАБЛИЦА 3

Парные корреляции признаков строения листа в трибе *Hibisceae*

Признак	Y	X	l	d_1	d_2	h	$k_п$	nrv	$N_{кнэ}$	$N_{кнв}$	$N_{увэ}$	$N_{унэ}$	$N_{ввэ}$	$N_{внэ}$	$k_у$	X/Y	l/Y	d_1/Y	d_2/Y
Y	×																		
X	813	×																	
l	660	878	×																
d_1	246	502	434	×															
d_2	194	397	349	778	×														
h	—102	110	158	057	292	×													
$k_п$	—627	—482	—362	—084	—040	—316	×												
nrv	—487	—546	—478	—102	—103	—125	568	×											
$N_{квэ}$	306	336	379	015	142	317	—103	—292	×										
$N_{кнэ}$	317	291	296	—011	152	254	—228	—361	—883	×									
$N_{увэ}$	—618	—556	—476	—100	—081	019	608	662	—221	—269	×								
$N_{унэ}$	159	—011	—021	—136	025	050	—219	—273	427	677	—169	×							
$N_{ввэ}$	—125	—147	—166	—084	—029	004	247	165	030	031	335	—138	×						
$N_{внэ}$	055	—104	—223	—184	—143	—223	—160	—147	013	225	—020	474	371	×					
$k_у$	—003	—138	—109	—259	—122	—180	—038	—055	—185	—085	022	486	—319	234	×				
X/Y	—064	462	427	404	345	275	053	—238	—132	085	—122	—145	—073	—232	—218	×			
l/Y	—006	421	684	353	312	317	121	—128	235	131	—132	—138	—165	—361	—159	663	×		
d_1/Y	036	338	303	908	716	062	049	049	—015	—048	018	—155	—054	—208	—242	493	378	×	
d_2/Y	092	335	299	728	941	333	043	—077	146	160	—035	039	021	—145	—115	449	357	777	×
$\overline{\lvert r \rvert}$	273	382	372	299	287	177	242	270	232	250	248	208	139	196	165	271	281	269	283

Примечание. Нуль и точка перед десятичными разрядами для r опущены.

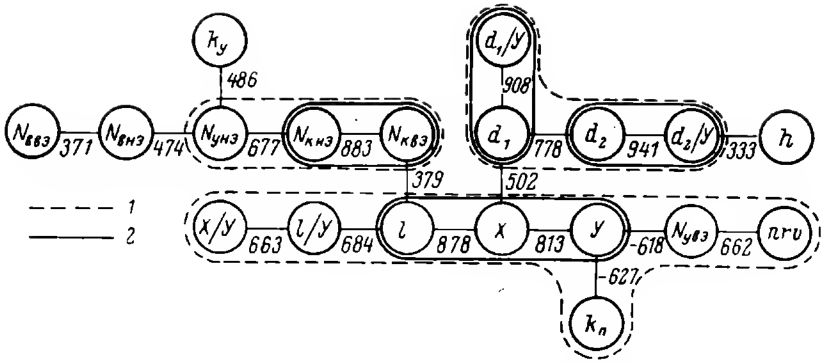


Рис. 2. Максимальный корреляционный путь признаков строения листа у видов трибы *Hibisceae* и корреляционные плеяды при $|r| \geqslant 0.5$ (*1*) и $|r| \geqslant 0.8$ (*2*).

дермы, т. е. признаки, определяющие степень мелкоклетности покровных тканей.

Остальные признаки — толщина листа, его опушенность и устьичный индекс — не связаны между собой. Анализ системы изученных показателей на более высоком уровне связи ($|r| \geqslant 0.8$) выявил, что анатомические признаки листа являются более самостоятельными и разнородными, нежели морфологические. Внутреннее и внешнее строение растений в значительной степени не зависят друг от друга.

Дендрит, представляющий максимальный корреляционный путь, был нами по-другому расположен в пространстве, что позволило по-новому интерпретировать его. На рис. 3 он ориентирован вдоль оси с абсолютными значениями коэффициентов парной корреляции $|r|$ от 0 до 1. При рассмотрении полученного дендрита на все более высоком уровне связи наблюдается его расчленение на все большее число корреляционных плеяд и изолированных признаков. Ниже уровня связи $|r|=0.333$ все признаки связаны в единую систему, иными словами, данная система признаков представляется целостной. На уровне связи $|r|=0.333$, который можно назвать критическим уровнем целостности системы, от нее отчленяется толщина пластинки листа, затем на уровне $|r| \geqslant 0.371$ — опушенность верхней эпидермы, на уровне $|r| \geqslant 0.379$ — плеяда признаков строения покровных тканей и т. д.

В пределах рассматриваемого дендрита можно выделить ряд «зон кущения», которые соответствуют, по-видимому, очередным этапам морфогенеза листа. Толщина пластинки, зависящая главным образом от ее слойности, определяется, как известно, на самых ранних фазах развития. Она и обособляется первой наряду со строением покровных тканей от формы и размера листа (рис. 3). Таким образом, уже на этапе *I* формирования наблюдается разделение признаков внутреннего и внешнего строения (анатомических и морфологических соответственно). На этапе *II* проявляется независимость степени дифференцированности покровных тканей ($N_{ввэ}$, $k_у$) от размеров их элементов ($N_{квэ}$, $N_{кнэ}$), а также рассеченности пластинки от других показателей формы и величины листа. На этапе *III* устанавливается определенная автономность устьиц и эпидермальных клеток, формы и размеров листа. Наконец, на этапе *IV* определяется окончательная величина эпидермальных клеток, пластинки листа, ее лопастей и черешка.

Итак, признак или элемент, который сформировался на первых этапах морфогенеза листа, раньше обособился, стал более независимым и у сформированного метамера он оказывается слабо связанным с прочими признаками. Признаки такого рода могут быть использованы в систематических и филогенетических построениях, а также для различения таксонов высокого ранга, если их коэффициент вариации не очень велик ($CV < 30\%$). Признаки, прочно связанные между собой, дифференцирующиеся

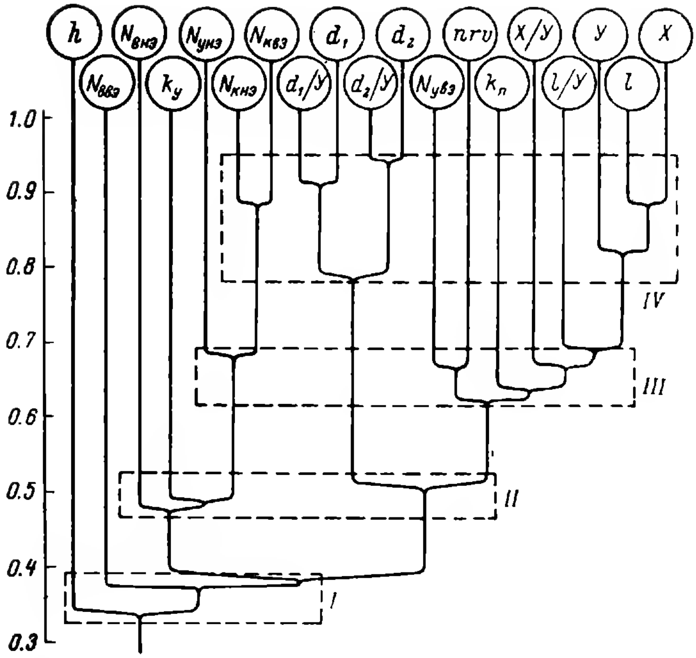


Рис. 3. Дендрит признаков строения листа у видов трибы *Hibisceae*.

По вертикали — абсолютная величина коэффициента корреляции. *Штриховыми линиями* ограничены «зоны кущения» дендрита, соответствующие очередным этапам (*I—IV*) морфогенеза листа.

на последнем этапе развития листа, удобно использовать, по-видимому, для экологических и внутривидовых построений. Вариабельность их обычно очень высокая. Прочность связи между признаками строения сформированных листьев у видов трибы *Hibisceae* коррелирует с этапами формирования листа, и анализ дефинитивной структуры листьев позволяет восстановить эти основные этапы развития.

Эти заключения полностью совпадают с теми, что были получены нами ранее при исследовании строения листьев закончившего рост годичного побега *Liriodendron tulipifera* L. (Васильев, Гольцова, 1977).

Приведенный в данной работе анализ кривых распределения, вариабельности и коррелятивной изменчивости 19 признаков листа у 53 видов трибы *Hibisceae* дает нам основание считать, что некоторые из них не целесообразно использовать для систематики мальвовых. Показатели размера оказались в избытке, ряд из них (например, X, l, d_1, d_2) можно отбросить. Признаки рассеченности пластинки (d_1/Y, d_2/Y), по-видимому, лучше заменить на один признак, выделив листья цельные, 3 и 5-лопастные. Число клеток на 1 мм^2 верхней и нижней эпидерм ($N_{\text{квэ}}$, $N_{\text{кнэ}}$) можно заменить на линейные размеры клеток соответствующих тканей ($1/\sqrt{N_{\text{квэ}}}$, $1/\sqrt{N_{\text{кнэ}}}$). По степени опушенности и числу устьиц на 1 мм^2 верхней эпидермы листья видов трибы *Hibisceae* рационально разбить на классы с одиночными волосками (менее 7 на 1 мм^2), средней опушенности (от 7 до 40) и густоопушенные (более 40); с малым (менее 30) и большим (более 30) числом устьиц на 1 мм^2 верхней эпидермы. Этот измененный набор признаков мы и предполагаем использовать в следующей нашей работе при исследовании систематики мальвовых.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев Б. Р., Н. И. Гольцова. 1977. Особенности формирования метамера *Liriodendron tulipifera* L. (*Magnoliaceae*) и корреляции между его морфологическими признаками. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 21.

Васильев Б. Р., Н. С. Ростова. 1977. О некоторых корреляциях признаков листа *Bryophyllum* (*Crassulaceae*). Бот. ж., 62, 3.

Выханду Л. К. 1964. Об исследовании многопризнаковых биологических систем. В кн.: Применение математических методов в биологии, 3. Изд. ЛГУ.

Дариев А. С. 1975. Строение листа и спермодермы у видов *Kydia* Roxb., *Julostylis* Thwites, *Dicellostyles* Benth., *Decaschistia* Wight. (*Malvaceae*). Бот. ж., 60, 9. — 1976. Анатомическое строение листа и спермодермы родов *Hampea* Schlecht., *Gossypioides* Skov., *Kosteletzkya* Presl, *Bastardia* H. B. et K. В кн.: Генетика хлопчатника. Изд. ФАН, Ташкент.

Мауер Ф. Ж. 1954. Хлопчатник, 1. Изд. АН УзССР, Ташкент.

Fryxell P. A. 1965. A revision of the australian species of *Gossypium* with observation on the occurrence of *Thespesia* in Australia (*Malvaceae*). Austr. J. Bot., 13, 71. — 1968. Redefinition of the tribe *Gossypieae*. Bot. Gaz., 129, 4.

Goward R. 1949. *Atkinsia* gen. nov., *Thespesia* and related Westindian genera of the *Malvaceae*. Bul. Torrey Bot. Glub, 76, 2.

Waalkes. B. 1966. Malesian *Malvaceae* revised. Blumea, 14, 1.

Ленинградский государственный университет.

Получено 23 VII 1979.

SUMMARY

The correlations between 19 characters of leaves of 53 species of the tribe *Hibisceae* have been studied. The shape of leaf has been found to be as changeable as its size. Morphological characters are twice as changeable as the anatomical ones. The correlation structure is most clear at $|r| \geqslant 0.5$. The fundamental pleiad characterizes the ecological type of leaf, namely the degree of its xeromorphyzm. Small size of *Malvaceae* leaf correlates with the coefficient of its elongation, with the coefficient of petiole shortening, leaf amphistomatione, venation density, and high palisade coefficient. The second pleiad is the pleiad of leaf cutting, and the third one contains characters of epidermal cell size. Stability of the characters of the formed leaves' structure of the tribe *Hibisceae* correlates with the stages of leaf forming. Ways of possible application of the studied anatomical and morphological characters in the systematization of the *Malvaceae* is discussed.

СООБЩЕНИЯ

УДК 58 (47+57)

Б. М. Миркин, Л. М. Абрамова, Г. С. Розенберг

ОПЫТ НАУКОМЕТРИЧЕСКОГО АНАЛИЗА СОСТОЯНИЯ БОТАНИКИ В СССР

B. M. MIRKIN, L. M. ABRAMOVA, G. S. ROSENBERG. AN ATTEMPT OF THE LOGOMETRICAL ANALYSIS OF THE CONDITION OF BOTANY IN THE USSR

Наукометрия как один из разделов науковедения, основоположником которого считается J. Bernal (1939), рассматривает науку как некоторый информационный процесс, который можно анализировать с использованием количественных (чаще всего статистических) методов (Налимов, Мульченко, 1969; Моль, 1973). Важность такого рода исследований трудно переоценить. В настоящее время, когда поток информации даже по сравнительно «узким» отраслям науки растет катастрофически быстро, все бóльшая часть полезного времени исследователя тратится на процессы, связанные с поиском, чтением и обсуждением научной литературы. Одной из основных задач наукометрии является описание главных закономерностей такого рода научной информации как для науки в целом, так и для отдельных ее разделов. Кроме того, наукометрический анализ на основе публикуемой научной литературы позволяет косвенно оценить состояние конкретного раздела науки. Опыту такого рода анализа применительно к оценке состояния ботанической науки и посвящена данная работа.

Следует отметить, что подобные исследования ботанической науки уже проводились в нашей стране. В частности, анализу возрастного спектра и пространственного размещения ботаников были посвящены справочники А. Е. Жадовского (1929), Д. В. Лебедева и С. Ю. Липшица (1958), В. А. Алексеева и др. (1978), а также статья А. И. Толмачева (1967). Библиографический анализ публикуемой литературы — явление более редкое. Авторам известны лишь две работы, в которых анализировалась литература по геоботанике, — Х. Х. Трасса (1963) и Г. С. Розенберга (1979). Совместный анализ «публикационной активности» и возраста ботаников у нас в стране до последнего времени не проводился.

1. Характеристика источников наукометрической информации и параметров оценки

Авторы сделали попытку проследить некоторые тенденции развития ботаники в нашей стране, использовав наукометрическую информацию из трех источников — справочника «Всесоюзное ботаническое общество» (Алексеев и др., 1978), «Ботанического журнала» (БЖ) и раздела «Ботаника» Реферативного журнала «Биология» (РЖ). Именно в объеме, принятом в РЖ, нами понимались границы ботаники (без включения в нее соответствующих разделов генетики, цитологии, физиологии растений, биохимии, лесоведения и т. д.).

По «Справочнику» изучалась возрастная структура контингента специалистов разных отраслей ботаники.

По выпускам РЖ за 20 лет (1957—1977 гг.; для уменьшения затрат времени анализировались только комплекты за нечетные годы) изучалась динамика числа публикаций в СССР и (для сравнения) в зарубежных странах.

Анализ БЖ как основной трибуны выступлений советских ботаников позволил изучить более широкий круг наукометрических показателей: динамику количества авторов в каждой статье, среднего числа библиографических ссылок в статье (как на советские, так и на зарубежные источники), «период полустарения» библиографических списков (время, в течение которого опубликована половина цитируемой литературы в ранжированном по годам библиографическом списке) для цитированной отечественной и зарубежной литературы. Как и при анализе РЖ, изучением были охвачены только нечетные годы, но для несколько большего временно́го интервала (1953—1977 гг.). Отдельно анализировались оригинальные статьи и краткие научные сообщения с разбивкой на рубрики, соответствующие РЖ.

Были выведены и некоторые «синтетические» показатели. Так, путем деления среднего числа публикаций за год по РЖ (отрезок — последние 10 лет) на число ботаников по «Справочнику» (по разделам) получалась оценка средней продуктивности членов ВБО, работающих в разных разделах ботаники.

2. Численность контингента ботаников и его возрастной состав

Относительно полный учет кадров советских ботаников неоднократно проводился Всесоюзным ботаническим обществом. Можно считать, что в разного рода справочниках о советских ботаниках (о которых говорилось выше) учитывается до 80% всех ботаников страны. Интересна динамика роста числа ботаников, составленная по данным справочникам:

1929 г. — 1387 ботаников (Жадовский, 1929);
1958 г. — 1400 ботаников (Лебедев, Липшиц, 1958);
1967 г. — 5000 ботаников (Толмачев, 1967);
1978 г. — 6800 ботаников (Алексеев и др., 1978).

Таким образом, за 50 лет численность ботаников в нашей стране увеличилась почти в 5 раз.

Из «Справочника» была сделана выборка 3005 ботаников в соответствии с уже упомянутыми рубриками РЖ. Поскольку вопросы «географии ботаников», их профессионального уровня и национального состава были рассмотрены в уже цитированной работе А. И. Толмачева, то здесь мы ограничились лишь оценкой численности и возрастного состава ботаников разных отраслей.

Отобранное число ботаников крайне неравномерно распределено по разделам ботаники. Так, к фитоценологам относят себя 36.8% (против 34.9% по данным А. И. Толмачева на 1967 г.), а число лихенологов не превышает 0.6% (табл. 1). В целом контингент ботаников СССР имеет распределение с модой в классе возраста 40—50 лет; число специалистов младше 40 лет, составляющих наиболее творческую часть ученых (Налимов, Мульченко, 1969), должно оцениваться как сравнительно низкое, причем в особенности мало молодежи в таких разделах, как бриология, эмбриология и анатомия. Наиболее «благополучен» в этом отношении возрастной спектр контингента лихенологов и ботаников, изучающих биологию и экологию растений.

3. Публикационная активность

Публикационная активность в разных разделах ботаники в СССР анализировалась на фоне динамики аналогичного показателя в зарубежной науке, что позволило сопоставить тенденции развития разных разделов ботаники у нас в стране и за рубежом. В табл. 2 показаны среднее число

ТАБЛИЦА 1

Численность и возрастной состав контингента советских ботаников (в числителе — абсолютное значение, в знаменателе — в процентах)

Разделы ботаники	Общее число специалистов	Доля специалистов моложе 40 лет, %	Распределение по классам возраста (абсолютные значения)				
			20—30	31—40	41—50	51—60	старше 60
Альгология	163 5.1	33.1	8	46	73	21	15
Микология	218 7.1	34.8	14	62	74	42	26
Лихенология	19 0.6	42.1	1	7	6	3	2
Бриология	22 0.7	22.7	—	5	8	5	4
Анатомия	252 8.2	25.3	10	54	90	63	35
Морфология	188 6.1	23.4	7	37	82	37	25
Эмбриология	88 2.8	23.2	2	18	46	13	9
Биология и экология растений	401 13.0	35.4	30	112	154	70	35
Систематика и фитогеография	457 14.9	29.3	21	113	163	87	73
Флористика	68 2.2	32.3	5	17	19	12	15
Фитоценология	1129 36.8	32.1	78	285	423	186	157
Всего	3005 100	932 30.9	176 5.8	756 25.1	1138 37.9	539 17.9	396 13.3

ТАБЛИЦА 2

Динамика числа публикаций по разным разделам ботаники (в числителе — советские, в знаменателе — зарубежные публикации)

Разделы ботаники	Число публикаций за год				Средняя продуктивность на одного ботаника
	в среднем за 20 лет	1959—1961	1967—1969	1975—1977	
Альгология	161 667	124 564	179 679	221 853	1.23
Микология	213 1127	125 839	248 1231	217 1470	1.06
Лихенология	23 127	12 92	22 127	29 170	1.34
Бриология	37 216	25 176	36 229	48 284	1.90
Изучение папоротников	6 140	5 80	8 134	8 193	—
Анатомия	79 280	66 229	76 342	98 303	0.35
Морфология	67 197	74 180	86 240	50 149	0.36

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Разделы ботаники	Число публикаций за год				Средняя продуктивность на одного ботаника
	в среднем за 20 лет	1959—1961	1967—1969	1975—1977	
Эмбриология	$\frac{72}{138}$	$\frac{61}{134}$	$\frac{102}{175}$	$\frac{54}{100}$	0.89
Биология и экология растений	$\frac{209}{331}$	$\frac{110}{130}$	$\frac{156}{301}$	$\frac{340}{493}$	0.61
Систематика и фитогеография	$\frac{166}{934}$	$\frac{125}{708}$	$\frac{145}{1032}$	$\frac{288}{1205}$	0.47
Флористика	$\frac{74}{275}$	$\frac{48}{270}$	$\frac{77}{338}$	$\frac{120}{244}$	1.45
Фитоценология	$\frac{257}{454}$	$\frac{250}{461}$	$\frac{286}{528}$	$\frac{244}{412}$	0.23

публикаций за 20 лет (в пересчете на год), средняя продуктивность на одного ботаника и динамика числа публикаций на примере трех трехлетий (1959—1961, 1967—1969 и 1975—1977 гг.), которые хорошо отражают общие тенденции развития. Опускание промежуточных лет связано с необходимостью уменьшения объема публикации.

Очевидно, что общая продуктивность по разделу и продуктивность на одного специалиста значительно различаются. Так, по «валу» среди прочих разделов лидирует фитоценология, но так как значительная часть контингента фитоценологов связана с экспедициями ГИПРОЗЕМа и вузами (там заниматься фитоценологией, не требующей специального оборудования, проще), то продуктивность в пересчете на одного специалиста оказывается сравнительно низкой и в этом случае фитоценология уже не открывает, а замыкает ряд. Сказывается и тот факт, что многие фитоценологи публикуют статьи по флористике, бриологии и другим разделам ботаники.

В зарубежной науке наиболее «активными» отраслями ботаники (по общей продукции) должны быть признаны микология, систематика и альгология. В советской ботанике по среднему числу публикаций эти науки занимают соответственно 9-е, 3-ье и 7-е места.

Для микологии, систематики, альгологии, биологии и экологии растений, а также для бриологии и лихенологии отмечено увеличение числа публикаций от начала исследуемого периода к концу. В то же время такие отрасли, как фитоценология, морфология, эмбриология и анатомия, имели «колоколовидное» распределение численности публикаций с апогеем в 1967—1969 гг., после чего число публикаций стало заметно спадать. Возможно, что это связано с приближением этих разделов к «пределу насыщения» (Прайс, 1966а), в результате чего экспоненциальный рост научной литературы по этим разделам приобретает логистический характер. Для фитоценологии, кроме того, это связано с тем, что значительная часть советских фитоценологов, формально считая себя таковыми, в последние годы утратила к ней интерес и печатала статьи по биологии и экологии растений, систематике, фитогеографии и флористике — эти отрасли, как и «общий» раздел (постановка крупных проблем по эволюции, охране природы и пр.), прогрессировали на протяжении всего изученного периода.

Следует отметить параллелизм развития разных разделов ботаники в СССР и за рубежом, который нарушается только в разделе флористика: в СССР атот раздел ботаники продолжает активно развиваться, в то время как за рубежом отмечается некоторый спад интереса к этой проблематике. Это расхождение связано со спецификой советской ботаники, которой приходится иметь дело с гигантскими и сложными, часто плохо изученными в ботанико-географическом отношении территориями.

4. Некоторые характеристики публикаций ботаников в «Ботаническом журнале»

Как уже отмечалось, наукометрическая информация, содержащаяся в БЖ, была использована в особенности полно. Изучались динамика числа авторов, величина и структура библиографических списков. Однако поскольку все изученные показатели (исключая величину библиографических списков) менялись во времени не вполне устойчиво, мы ограничились приведением для них некоторых усредненных оценок за весь изученный период.

Современная наука имеет коллективный характер, и потому представляло интерес установить среднее число авторов в статьях разных разделов ботаники. Из табл. 3 нетрудно видеть, что коллективный характер исследований в советской ботанике выражен пока еще недостаточно и преобладают «сольные» статьи, в то время как, например, по данным Д. Прайса (1966б), в области химии статьи одного автора встречаются крайне редко и среднее число авторов на одну публикацию по химии составляет 2.15.

Наиболее интересным в исследовании БЖ является анализ системы библиографических ссылок и того временного ряда, который образуют цитируемые публикации. В табл. 3 показаны результаты обработки библиографических списков, приводимых в статьях. Первое, что бросается в глаза, — это последовательное повышение цитируемости иностранных работ в большинстве отраслей ботаники (в особенности в кратких научных сообщениях, которые, как правило, пишутся более молодыми исследователями, больше времени затрачивающими на изучение соответствующей литературы). Это особенно наглядно в разделах морфологии, биологии и экологии растений. В целом же «нормой» для публикаций в БЖ является 25—30 наименований в списке литературы к оригинальной статье и 10—15 — к краткому научному сообщению; в среднем 17—22 ссылки, что соответствует «квоте» цитирования Прайса (1971). Максимальным привлечением иностранной литературы отличаются анатомия (соответственно 64.5 и 39.7% в оригинальных статьях и кратких научных сообщениях), альгология (55.7 и 39.3%), микология (54.8 и 32.0%) и эмбриология (52.3 и 38.0%). Наименьшую роль иностранные источники играют в библиографических статьях по фитоценологии, биологии и экологии растений.

Показателем обращаемости информации является «глубина цитирования» (Розенберг, 1979), представляющая собой время между выходом статьи и самой «старой» публикацией, на которую в этой статье имеется ссылка. Этот показатель не очень удобен для сравнения, так как на цитируемость самой «старой» публикации оказывает влияние множество факторов (как объективных, так и субъективных). Поэтому в качестве показателя обращаемости информации мы использовали рассмотренный в начале статьи «период полустарения». Результаты определения этого показателя также приведены в табл. 3. В целом уменьшение периода полустарения при достаточно высоком количестве ссылок является позитивным процессом, показывающим увеличивающуюся интенсивность оборота научной информации. Можно видеть, что интенсивность оборота зарубежной научной информации во всех разделах примерно в 2 раза ниже, чем отечественной, что свидетельствует о пока еще недостаточной информированности советских ботаников о работах зарубежных коллег (и это несмотря на наличие такого информативного издания, каким является РЖ).

5. Общая оценка основных разделов ботаники

Для общей оценки различных разделов советской ботаники был применен метод экспертных оценок (в своем простейшем варианте; см., например, Кемени, Снелл, 1972), где экспертами выступают основные наукометрические параметры, а именно:

— численность контингента советских ботаников,

— возрастной состав,

ТАБЛИЦА 3

Результаты обработки библиографических списков статей «Ботанического журнала» (вид публикаций: 1 — оригинальные статьи, 2 — краткие научные сообщения; в числителе — абсолютное значение всего библиографического списка, в знаменателе — процент зарубежных источников)

Разделы ботаники	Вид публикации	Число авторов	Средняя величина библиографического списка в статье					«Период полустарения»	
			за 25 лет	1953—1955	1961—1963	1969—1971	1975—1977	советские работы	зарубежные работы
Альгология	1	1.47	$\frac{31}{55.7}$	—	$\frac{41}{68.2}$	$\frac{25}{42.6}$	$\frac{34}{63.4}$	10.0	17.0
	2	1.32	$\frac{12}{39.3}$	—	$\frac{11}{36.2}$	$\frac{17}{37.0}$	$\frac{13}{49.2}$	12.2	20.8
Микология	1	1.30	$\frac{31}{54.8}$	$\frac{28}{30.0}$	$\frac{29}{45.8}$	—	—	13.5	20.8
	2	1.44	$\frac{10}{32.0}$	$\frac{9}{30.0}$	$\frac{10}{35.0}$	$\frac{8}{18.7}$	—	10.6	27.8
Лихенология	1	1.25	$\frac{33}{40.5}$	—	$\frac{41}{0}$	$\frac{20}{40.0}$	$\frac{48}{57.1}$	17.6	16.2
	2	1.12	$\frac{12}{31.3}$	$\frac{3}{0}$	$\frac{12}{10.5}$	$\frac{6}{16.6}$	—	15.0	25.8
Бриология	1	1.33	$\frac{37}{49.8}$	—	$\frac{25}{88.0}$	$\frac{47}{19.1}$	$\frac{40}{62.5}$	15.0	20.0
	2	1.19	$\frac{12}{41.9}$	—	$\frac{5}{40.0}$	$\frac{14}{61.4}$	$\frac{15}{37.8}$	11.5	9.8
Изучение папоротников	1	1.00	$\frac{39}{82.0}$	—	—	—	—	17.5	29.5
	2	1.37	$\frac{8}{26.2}$	—	—	$\frac{6}{27.2}$	$\frac{10}{22.9}$	9.7	13.5
Анатомия	1	1.29	$\frac{31}{64.5}$	$\frac{19}{13.5}$	$\frac{32}{51.4}$	$\frac{30}{67.6}$	$\frac{32}{70.6}$	9.2	18.0
	2	1.29	$\frac{15}{39.7}$	$\frac{12}{30.4}$	$\frac{19}{56.7}$	$\frac{10}{48.0}$	$\frac{16}{39.6}$	11.8	23.9
Морфология	1	1.26	$\frac{36}{40.2}$	$\frac{56}{68.7}$	$\frac{33}{54.9}$	$\frac{55}{24.0}$	$\frac{27}{28.0}$	9.6	24.4
	2	1.14	$\frac{10}{27.1}$	$\frac{8}{20.7}$	$\frac{7}{27.3}$	$\frac{11}{20.9}$	$\frac{15}{34.0}$	12.5	27.1
Эмбриология	1	1.50	$\frac{31}{52.3}$	$\frac{23}{47.8}$	$\frac{20}{53.0}$	$\frac{26}{55.2}$	$\frac{45}{59.5}$	7.5	20.0
	2	1.48	$\frac{16}{37.8}$	$\frac{4}{75.0}$	$\frac{18}{52.7}$	$\frac{15}{37.3}$	$\frac{19}{32.2}$	10.8	26.6
Биология и экология растений	1	1.43	$\frac{32}{35.2}$	$\frac{15}{9.2}$	$\frac{26}{27.6}$	$\frac{35}{32.5}$	$\frac{35}{35.5}$	10.2	21.1
	2	1.29	$\frac{12}{20.6}$	$\frac{7}{15.4}$	$\frac{10}{19.8}$	$\frac{13}{26.5}$	$\frac{19}{27.0}$	9.5	17.8
Систематика и фитогеография	1	1.25	$\frac{26}{40.8}$	$\frac{20}{20.5}$	$\frac{25}{33.0}$	$\frac{23}{57.2}$	$\frac{32}{33.3}$	13.7	21.3
	2	1.25	$\frac{13}{40.9}$	$\frac{6}{29.5}$	$\frac{15}{33.0}$	$\frac{15}{55.2}$	$\frac{14}{43.6}$	13.5	22.6
Флористика	1	1.34	$\frac{26}{38.4}$	—	$\frac{19}{28.8}$	$\frac{28}{36.3}$	$\frac{35}{55.9}$	13.3	20.4
	2	1.31	$\frac{8}{21.3}$	$\frac{2}{4.7}$	$\frac{8}{34.1}$	$\frac{6}{12.2}$	$\frac{9}{20.6}$	13.8	21.7
Фитоценология	1	1.44	$\frac{31}{23.7}$	$\frac{39}{21.3}$	$\frac{31}{7.9}$	$\frac{24}{16.6}$	$\frac{27}{16.1}$	12.8	18.5
	2	1.23	$\frac{13}{9.9}$	$\frac{7}{4.6}$	$\frac{12}{13.0}$	$\frac{16}{6.7}$	$\frac{18}{9.3}$	12.0	19.7

— общая продуктивность,

— продуктивность на одного исследователя,

— привлечение иностранной литературы (среднее между краткими научными сообщениями и оригинальными статьями),

— «период полустарения» (среднее между краткими научными сообщениями и оригинальными статьями).

По каждому из параметров все разделы ботаники были ранжированы от наилучшего показателя к наихудшему и весь ряд разбивался на три отрезка — 1—4, 5—8 и 9—11 места (раздел ботаники, посвященный изучению папоротникообразных, во внимание не принимался, так как он малоавтономен и смыкается с биологией и экологией растений, систематикой, географией и флористикой). По каждому параметру разделы получали оценки от 3 до 1 балла соответственно. Несмотря на условность таких оценок и искусственность «уравнивания» разных наукометрических параметров, результаты, приведенные в табл. 4, выглядят достаточно реалистично.

ТАБЛИЦА 4

Общая оценка состояния разных разделов отечественной ботаники

Разделы ботаники	Численность ботаников	Возрастной состав	Общая продуктивность	Продуктивность на одного ботаника	Привлечение иностранной литературы	«Период полустарения»	Общее число баллов	Занимаемое место
Альгология	2	3	2	3	3	3	16	1
Микология	2	3	3	2	3	2	15	2—3
Биология и экология растений	3	3	3	2	1	3	15	2—3
Анатомия	3	2	2	1	3	3	14	4—5
Систематика и фитогеография	3	2	3	2	3	1	14	4—5
Эмбриология	2	1	2	2	2	3	12	6—7
Фитоценология	3	2	3	1	1	2	12	6—7
Лихенология	1	3	1	3	2	1	11	8—10
Бриология	1	1	1	3	3	2	11	8—10
Флористика	1	2	2	3	1	2	11	8—10
Морфология	2	1	1	1	2	1	8	11

Занявшие пять первых мест разделы ботаники (альгология, микология, биология и экология растений, анатомия, систематика и фитогеография) находятся сегодня на положении лидеров ботанической науки, в то время как у занимающих четыре последних места разделов (морфология, флористика, бриология, лихенология) заметно бесспорное отставание.

Сделанные нами выводы могут быть оспорены, но они полезны для определения перспектив развития советской ботаники.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев В. А., О. Ф. Микрюкова, В. М. Смирнова. (1978). Всесоюзное ботаническое общество. Справочник. Л. — Жадовский А. Е. (1929). Адресная книга ботаников СССР. Л. — Кемени Дж., Дж. Снелл. (1972). Кибернетическое моделирование. М. — Лебедев Д. В., С. Ю. Липшиц. (1958). Адресная книга членов Всесоюзного ботанического общества. Л. — Моль А. (1973). Социодинамика культуры. М. — Налимов В. В., З. М. Мульченко. (1969). Наукометрия. Изучение развития науки как информационного процесса. М. — Прайс Д. 1966а. Наука о науке. В кн.: Наука о науке. М. — Прайс Д. (1966б). Система научных публикаций. Успехи физ. наук, 90, 10, 2. — Прайс Д. (1971). Квоты цитирования в точных и неточных науках, технике и не-науке. Вопр. философии, 3. — Розенберг Г. С. (1979). Библиографический анализ монографической литературы по геоботанике. Бот. ж., 64, 10. — Толмачев А. И. (1967). Проблема кадров в советской ботанике. Бот. ж., 52, 9. — Трасс Х. (1963). [Рец.]. *М. В. Марков.* Общая геоботаника. 1962. Бот. ж., 48, 10. — Bernal J. D. (1939). The social function of science. London.

Институт биологии
Башкирского филиала АН СССР,
Уфа.

Получено 27 XI 1979.

УДК 581.162.1 : 539.22 : 582.542

Л. В. Аветисова, Л. П. Чельцова

ИЗМЕНЕНИЕ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ КЛЕТОК АПЕКСА ПОБЕГА *TRITICUM AESTIVUM* ПРИ ПЕРЕХОДЕ К ГЕНЕРАТИВНОМУ РАЗВИТИЮ

L. V. AVETISOVA, L. P. CHELTSOVA. ON THE CHANGES IN ULTRASTRUCTURE OF THE CELLS OF THE SHOOT APEX OF *TRITICUM AESTIVUM* CAUSED BY THE PASS OVER TO THE GENERATIVE DEVELOPMENT

Проведено электронномикроскопическое и морфометрическое изучение структуры клеток апекса побега яровой пшеницы Саратовская 27 и озимой Ульяновка в вегетативной, префлоральной и начале генеративной фазах онтогенеза. При переходе к генеративному развитию наблюдали изменение структуры ядра и ядрышка, возрастание плотности рибосом. В префлоральном апексе значительного развития достигают мембранные системы цитоплазмы: увеличиваются относительный объем митохондрий, пластид, аппарата Гольджи, число органелл и общая протяженность мембран в единице объема цитоплазмы. В целом структура клеток апекса при переходе к генеративному развитию свидетельствует о высокой активности цитоплазматических органелл, обеспечивающей приток питательных веществ в формирующийся колос и высокий уровень синтетических процессов в его клетках.

Переход к генеративному развитию — ответственный момент в жизни растения. При этом происходит переключение программы развития — от формирования зачатков листьев растение переходит к дифференциации зачатка соцветия (цветка). Этот период важен и в практическом отношении, так как от условий его прохождения зависят величина соцветия, число колосков и т. д., т. е. то, что определяет потенциальную продуктивность растения. В связи с этим понятен неослабевающий интерес к изучению процессов, связанных с переходом к генеративному развитию как в растении в целом, так и в его верхушечной меристеме — апексе побега (Чайлахян, 1970; Bernier, 1971; Миляева, 1975).

В апексах побегов растений при переходе к генеративному развитию повышаются уровень репликации ДНК, интенсивность синтеза РНК и белка, увеличивается их содержание, возрастает митотическая активность клеток, вследствие чего увеличиваются размеры апекса, скорость его роста (Nougaréde, Bronchart, 1965; Knox, Evans, 1966; Chinoy, 1969; Bronchart et al., 1970; Buvat, 1972; Jacqmard et al., 1972; Bodson, 1975). Изучение ультраструктуры клеток апекса дало возможность более углубленно исследовать процессы, происходящие при переходе к генеративному развитию, их взаимозависимость и последовательность (Nougaréde et al., 1964; Havelange et al., 1974).

Объектами большинства работ такого плана были различные представители двудольных; однодольные изучены в меньшей степени (Knox, Evans, 1966; Ростовцева, 1967). Представляет интерес исследование этих процессов и у однодольных растений, в частности злаков, которые при переходе к генеративному развитию имеют крупный, удобный для исследования апекс, а префлоральная фаза у них более продолжительна, начало и конец ее четче определяются, чем у многих двудольных. Общие закономерности перехода от вегетативного роста к формированию генеративных органов могут быть выявлены при сравнительном изучении представителей разных таксонов, отличающихся по образу жизни, физиологии, анатомии. В настоящей работе было проведено изучение изменений в ультраструктуре клеток разных зон апекса побега растений пшеницы (*Triticum aestivum* L.), наблюдаемых при переходе к генеративному развитию.

Материал и методика

Исследования проводили на растениях ярового сорта Саратовская 29 и озимого Ульяновка. В вегетативной фазе у растений, имеющих два листа, исследовали апексы. Фиксировали верхушку побега, включающую глад-

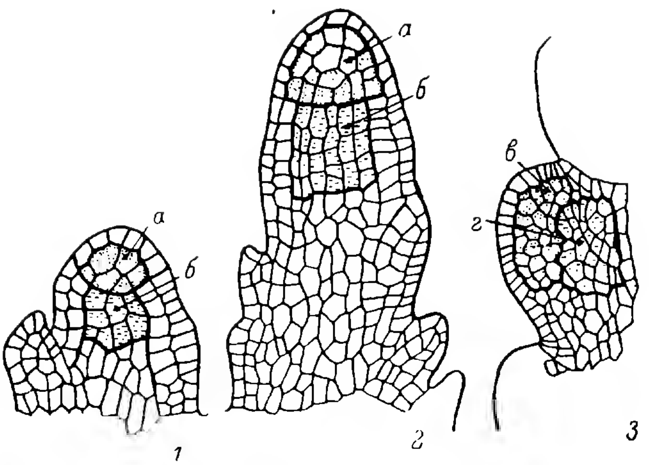


Рис. 2. Схематическое изображение осевых срезов апексов побега пшеницы.
1—3 — то же, что на рис. 1. Выделены зоны, в которых исследовалась ультраструктура клеток.

кую терминальную часть, лишенную листовых зачатков, и расположенный ниже участок с формирующимися листовыми бугорками. В период префлоральной фазы фиксировали вытянутые, увеличенные в объеме апексы; с переходом к генеративной фазе — зачаточные соцветия в период формирования колосковых бугорков (рис. 1 — см. вклейку).

Отпрепарированные под стереомикроскопом апексы фиксировали смесью 2.5%-го раствора глутаральдегида и 2%-го формальдегида или 4%-м раствором глутаральдегида с дофиксацией в обоих случаях 1%-м раствором четырехокиси осмия. Фиксирующие смеси готовили на фосфатном буфере pH 7.4 с добавлением сахарозы. Материал дегидратировали в этаноле и ацетоне и заключали в смесь эпона с аралдитом. Ультратонкие срезы получали на ультратоме ЛКБ-3, контрастировали на сеточках уранилацетатом и цитратом свинца по Рейнольдсу и просматривали в электронном микроскопе ДЖЕМ-100. Параллельно срезы толщиной 1—2 мкм, полученные с тех же блоков, окрашивали толуидиновым синим и использовали для изучения в световом микроскопе. Это давало возможность выявить зональность апекса и облегчало ориентировку в электронном микроскопе.

Электронномикроскопические исследования проводили с учетом цитогистологической зональности верхушки побега (Кондратьева, 1955; Серебрякова, 1963). В вегетативной фазе в апексе побега пшеницы выделяли апикальную зону, представляющую собой малоактивную меристему ожидания (зона *а*, рис. 2) и ниже расположенную сердцевинную (зона *б*) с несколько более вакуолизированными клетками. В префлоральной фазе исследовали апикальные клетки, претерпевающие заметную меристематизацию по сравнению с меристемой ожидания (зона *а*), и нижележащие, несколько более вакуолизированные (зона *б*). В зачаточном соцветии в колосковом бугорке исследовали зону, представленную типичными меристематическими клетками (зона *в*), и более глубоко расположенную зону клеток с признаками начинающейся вакуолизации (зона *г*).

Для количественной оценки электронномикроскопических данных использовали морфометрию (Weibel, 1969; Стефанов, 1974; Христолюбова, 1974). Применена квадратная морфометрическая сетка с шагом в 1 см. В каждом варианте измеряли объекты, изображенные на 30 фотографиях, полученных с 5—7 апексов. Относительный объем структур (в процентах от объема цитоплазмы) определяли как отношение числа точек сетки, попавших на изображения органелл, к общему числу точек цитоплазмы. Протяженность мембран характеризовали по длине их контуров на фотографиях, определяемой числом пересечений мембран с линиями сетки. Число структур подсчитывали на всей фотографии, затем, исходя из ее размеров, пересчитывали на 100 мкм² цитоплазмы. Число рибосом подсчитывали в квадрате сетки и пересчитывали на 1 мкм² цитоплазмы. Относительное содержание конденсированного хроматина (в процентах от объема ядра) определяли как отношение числа точек сетки, попавших на глыбки конденсированного хроматина, к общему числу точек в пределах ядра. Рассчитывали средние величины и их доверительные интервалы при 95%-м уровне значимости.

Результаты и их обсуждение

Сравнение ультраструктуры клеток вегетативного и префлорального апексов обнаруживает заметные различия в организации как ядра, так и цитоплазмы. Ядра клеток вегетативного апекса крупные, с равномерно распределенными в нуклеоплазме глыбками конденсированного хроматина. Доля ядерного объема, занятая им, различна в разных ядрах, что отражает динамичность меристемы апекса, клетки которого находятся в разных периодах митотического цикла. В среднем она составляет в вегетативном апексе около 30%. Содержание конденсированного хроматина увеличивается в префлоральной фазе (табл. 1). Очевидно, это связано с его частичной деконденсацией. Глыбки хроматина выглядят более рыхлыми, равномерно заполняют бо́льшую часть ядерного объема. Возрастание относительного содержания конденсированного хроматина отмечается и у яровой, и у озимой пшениц во всех исследованных зонах апекса. Высокое содержание конденсированного хроматина характерно для активно делящихся клеток.

ТАБЛИЦА 1

Содержание конденсированного хроматина (в процентах от объема ядра) в клетках апекса побега пшеницы

Фазы онтогенеза	Зоны	Саратовская 29	Ульяновка
Вегетативная	*а*	32.7±3.2	29.0±2.4
	б	34.0±3.1	31.2±2.4
Префлоральная	*а*	48.7±3.2	48.0±2.3
	б	49.0±3.6	59.0±3.2
Начало генеративной (колосковый бугорок)	*в*	43.1±4.6	57.0±4.3
	г	44.0±3.7	45.0±5.3

В вегетативном апексе ядрышко обычно плотное, изолировано от глыбок конденсированного хроматина светлой зоной (рис. 3, *1* — см. вклейку). В префлоральной фазе связь его с хроматином более тесная. Меняется и структура ядрышка: оно становится более рыхлым, по периферии четко виден гранулярный компонент (рис. 3, *2*). Подобная структура ядрышка свидетельствует о повышении его функциональной активности, связанной с синтезом РНК и формированием рибосом. Аналогичное изменение структуры ядрышка описано G. Bernier (1971) в апексе *Sinapis alba* при переходе к генеративному развитию. В клетках формирующегося колоскового бугорка структура ядрышка вновь становится более компактной.

Таким образом, в префлоральной фазе отмечаются возрастание относительного объема конденсированного хроматина за счет его разрыхления, изменение структуры ядрышка, усиление его связи с хроматином. Эти изменения отражают усиление процессов синтеза в клетках и, по-видимому, являются необходимой предпосылкой последующего быстрого роста образующегося колоса.

Цитоплазма клеток префлорального апекса имеет более высокую электронную плотность по сравнению с вегетативным апексом (рис. 3; 4, *1*, *2* — см. вклейку). Это создается как большей плотностью свободных рибосом, которыми «забита» цитоплазма, так и высокой плотностью самой гиалоплазмы. Подсчеты плотности распределения рибосом в цитоплазме показали, что при переходе к генеративному развитию значительно активизируется белок-синтезирующая система клетки. Плотность распределения рибосом значительно возрастает, особенно велика она в апикальной зоне (зона *а*, табл. 2). Рибосомы цитоплазмы представлены в основном свободными монорибосомами, не обнаруживающими отчетливой агрегации в полисомы. Мало в цитоплазме и прикрепленных рибосом, что связано со слабым развитием эндоплазматического ретикулума.

ТАБЛИЦА 2

Изменение плотности распределения рибосом (число рибосом на 1 мкм^2 цитоплазмы) в клетках апекса побега пшеницы

Фазы онтогенеза	Зоны	Саратовская 29	Ульяновка
Вегетативная	*а*	374±10	324±10
	б	348±15	302±10
Префлоральная	*а*	804±17	644±20
	б	662±12	576±11
Начало генеративной (колосковый бугорок)	*в*	460±19	550±11
	г	388±16	403±13

В префлоральной фазе плотность распределения рибосом в клетках апекса оказывается наиболее высокой. В дальнейшем при формировании колосковых бугорков она вновь снижается. Повышение плотности рибосом в префлоральном апексе отмечено также у других видов растений (Nougarède et al., 1964; Gifford, Stewart, 1965). Многочисленные данные, полученные с помощью цитофотометрии и радиоавтографии, также свидетельствуют о возрастании интенсивности синтеза РНК при переходе к генеративному развитию (Bronchart et al., 1970; Buvat, 1972; Jacqmard et al., 1972).

Мембранные системы цитоплазмы клеток префлорального апекса хорошо развиты. Цитоплазма густо насыщена органеллами, имеющими более низкую электронную плотность по сравнению с очень плотной гиалоплазмой (рис. 5, *1* — см. вклейку). С переходом к генеративному развитию возрастает относительный объем органелл как в апикальной, так и в сердцевинной зонах (табл. 3). Особенно значительно возрастает относительный объем митохондрий: от 8—10% в вегетативном апексе до 14—20% в префлоральном. При формировании колоскового бугорка относительный объем митохондрий вновь уменьшается и становится примерно таким, как в вегетативном апексе.

Митохондрии клеток апекса при переходе к генеративному развитию обнаруживают некоторые отличия от митохондрий вегетативного апекса. В последнем они представляют собой гетерогенную популяцию, значительно различаясь по величине и строению у разных растений, в различных зонах и даже в пределах зоны. В префлоральном апексе они оказываются в значительной степени выравненными, однотипными, имеют рыхлый зернистый матрикс невысокой электронной плотности и довольно развитую систему крист.

Пластиды в префлоральном апексе, как и в вегетативном, мало дифференцированы, их внутренняя структура только начинает формироваться. Они имеют овальную, иногда неправильную форму, четкую наружную мембрану, зернистый матрикс, в котором встречаются единичные тилакоиды, иногда пузырьки. Часто пластиды содержат крахмал. В верхней части апекса (зона *а*) это одиночные (реже по два), сравнительно мелкие крахмальные зерна, в более глубоких слоях апекса встречаются довольно значительные скопления амилопластов, наполненных крахмалом (рис. 5, *2*). Накопление крахмала в клетках — характерная особенность префлораль-

ТАБЛИЦА 3

Относительный объем органелл (в процентах от объема цитоплазмы) в клетках апекса побега пшеницы

Фазы онтогенеза	Зоны	Митохондрии	Пластиды	Аппарат Гольджи	Вакуоли	Эндоплазматический ретикулум	Сумма органелл
Яровая Саратовская 29							
Вегетативная	*а*	9.2±1.3	2.8±0.7	0.2±0.2	6.4±1.2	0.3±0.1	18.9±1.6
	б	10.4±1.9	3.3±0.9	0.5±0.2	11.3±2.5	0.4±0.2	25.9±2.4
Префлоральная	*а*	14.0±1.9	6.1±1.4	1.4±0.4	7.5±1.8	0.2±0.2	29.2±2.1
	б	15.0±2.2	3.9±1.2	0.6±0.3	15.3±3.1	0.8±0.4	35.6±2.9
Начало генеративной	*в*	8.1±0.3	2.3±0.7	0.7±0.2	16.7±3.1	0.8±0.3	28.6±3.1
	г	6.3±2.4	6.1±2.1	0.6±0.2	17.3±3.6	0.6±0.2	30.9±3.6
Озимая Ульяновка							
Вегетативная	*а*	9.3±1.4	4.5±1.1	0.3±0.1	7.1±1.7	0.2±0.1	21.4±1.6
	б	8.1±0.9	3.3±0.9	0.4±0.1	17.0±3.6	0.4±0.3	29.2±3.7
Префлоральная	*а*	15.6±2.0	9.4±2.0	4.4±0.9	3.5±1.2	0.2±0.1	33.1±2.5
	б	17.0±3.3	7.5±2.4	5.6±1.6	11.5±2.7	0.2±0.1	41.8±4.0
Начало генеративной	*в*	10.7±1.4	9.7±1.9	0.7±0.2	8.2±2.1	0.1±0.1	29.4±2.5
	г	10.5±0.2	12.1±3.3	1.6±0.4	16.7±2.7	0.2±0.1	41.1±4.7

ного апекса. Если в вегетативной фазе лишь небольшое число пластид содержало одиночные крахмальные зерна, то в префлоральной фазе у озимой пшеницы 30% пластид имели их в зоне *а* и 70% в зоне *б*. Нередко пластиды содержат осмиофильные глобулы. Значительное накопление крахмальных зерен в пластидах — одна из характерных особенностей апекса при переходе растений разных видов к генеративному развитию (Yeung, Peterson, 1972).

Значительно возрастает при переходе к генеративному развитию в клетках апекса относительный объем аппарата Гольджи. В клетках вегетативного апекса он развит слабо, занимая всего 0.2—0.5% объема цитоплазмы. В префлоральной фазе его относительный объем возрастает в несколько раз. Особенно он значителен в клетках префлорального апекса озимой пшеницы (рис. 4, *2*), где он представлен многочисленными диктиосомами, находящимися в состоянии высокой активности. Они отчленяют большое число сравнительно мелких пузырьков, которые образуют гроздья в зоне Гольджи. В апексе яровой пшеницы гиперсекреция аппарата Гольджи выражена в меньшей степени, но его относительный объем также больше по сравнению с вегетативным апексом.

Увеличение объема и числа отчленяемых пузырьков свидетельствует об увеличении активности аппарата Гольджи в префлоральном апексе, что связано с усилением клеточных делений, с необходимостью обеспечить активно делящуюся меристему материалом для построения клеточных стенок. Подобное явление обнаружено и в клетках апексов двудольных (Gifford, Stewart, 1965; Havelange et al., 1974).

Относительный объем вакуолей в клетках префлорального апекса или остается примерно таким же, как в вегетативном апексе (у яровой пшеницы), или уменьшается (у озимой). Вакуоли, как правило, мелкие, тонопласт часто имеет извилистые контуры, что увеличивает площади контактов вакуолей с гиалоплазмой.

Липидные капли занимают небольшой объем в клетках вегетативного апекса, при переходе к генеративному развитию они почти исчезают. Эндоплазматический ретикулум в клетках апекса пшеницы слабо развит как в вегетативной, так и в префлоральной фазах. Характерная особенность ультраструктуры префлорального апекса — многочисленные контакты между органеллами. Митохондрии нередко плотно прилегают друг к другу.

встречаются цепочки, группы органелл. Наблюдаются тесные контакты митохондрий с пластидами, клеточной стенкой, вакуолями (рис. 4, *2*; 5, *3*).

В префлоральной фазе значительно возрастает насыщенность мембранами цитоплазмы клеток апекса. Суммарная поверхность мембран (длина сечений мембран на 100 мкм^2 цитоплазмы) возрастала у яровой пшеницы на 60% по сравнению с вегетативной фазой, у озимой — на 113%. Особенно значительно возрастала поверхность митохондриальных мембран, а также аппарата Гольджи и пластид (рис. 6). Таким образом, переход растений пшеницы к генеративному развитию сопровождается высоким уровнем развития мембранных систем цитоплазмы клеток апекса побега.

Сравнение данных по числу органелл на единицу объема цитоплазмы (рис. 7) показало, что при переходе в префлоральную фазу его возрастание может быть обусловлено разными причинами. У яровой Саратовская 29 в префлоральном апексе значительно возрастает число митохондрий, а также пластид и вакуолей (рис. 7). Следовательно, увеличение относительного объема органелл связано с их размножением или новообразованием. В то же время у озимой Ульяновки число органелл с переходом в префлоральную фазу меняется в меньшей степени, содержание митохондрий и пластид достоверно не отличается от их численности в клетках вегетативного апекса. Однако, как было показано, и у озимой пшеницы в префлоральной фазе насыщен-

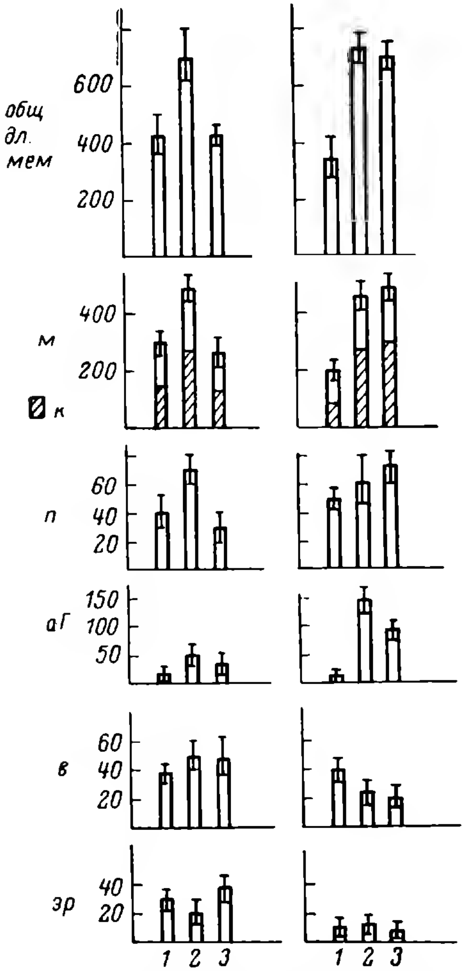


Рис. 6. Изменение протяженности мембран органелл (*по оси ординат* — длина мембран в микрометрах на 100 мкм^2 цитоплазмы) в цитоплазме клеток апекса побега пшеницы при переходе к генеративному развитию (*вертикальные отрезки* — доверительный интервал).

Общ. дл. мем — общая длина мембран, *м* — митохондрии, *к* — кристы, *п* — пластиды, *аГ* — аппарат Гольджи, *в* — вакуоль, *эр* — эндоплазматический ретикулум.

Здесь и на рис. 7 *левый столбец* — сорт Саратовская 29, *правый* — Ульяновка.

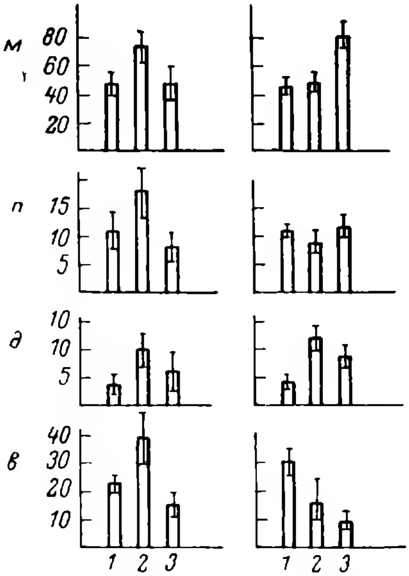


Рис. 7. Изменение числа органелл (*по оси ординат* — число профилей органелл на 100 мкм^2 цитоплазмы) в клетках апекса при переходе к генеративному развитию.

д — диктиосомы; остальные обозначения, как на рис. 6.

1—3 — то же, что на рис. 1.

ность цитоплазмы мембранами значительно возрастает. Это достигается за счет увеличения размеров пластид и митохондрий, развития их внутренней структуры. Число диктиосом возрастает в префлоральной фазе как у яровой, так и у озимой пшениц.

Вслед за префлоральной фазой в апексе побега пшеницы начинается образование колосковых бугорков, что является начальным этапом формирования колоса. При этом ультраструктура клеток вновь меняется. В целом она становится более похожей на структуру клеток вегетативного апекса, что более четко выражено у яровой пшеницы. Уменьшается степень насыщенности цитоплазмы мембранами, число органелл снижается. Митохондрии в клетках колоскового бугорка яровой пшеницы более мелкие по сравнению с префлоральным апексом, они имеют довольно плотный матрикс и светлые расширенные кристы (рис. 8, *1*, *2* — см. вклейку). В клетках центральной части колоскового бугорка усиленно идет процесс вакуолизации (рис. 8, *1*—*3*). В цитоплазме усиливаются процессы лизиса, часто встречаются автофаговые вакуоли с извилистыми очертаниями тонопласта, содержащие остатки гиалоплазмы с рибосомами и органеллами.

Идет дифференциация пластид, по-прежнему многие из них содержат крахмальные зерна, появляются параллельно расположенные тилакоиды, нередко — осмиофильные глобулы. Митохондрии довольно однородные, уменьшаются их число и величина.

Таким образом, при переходе к генеративному развитию в клетках апекса побега пшеницы обнаружены определенные изменения в ультраструктуре, затрагивающие и ядро, и цитоплазму. Особенно значительны эти изменения в префлоральной фазе. В этот период обилие органелл, многочисленные контакты между ними, а также особенности структуры митохондрий и аппарата Гольджи, значительная плотность распределения рибосом в цитоплазме указывают на высокую метаболическую активность цитоплазмы клеток, обеспечивающую приток питательных веществ в формирующийся колос и высокий уровень синтетических процессов в его клетках. Очевидно, особенно высокая активность мембранных систем в клетках апекса нужна растению именно в префлоральной фазе, в переходный период, когда создаются предпосылки для перехода апекса к генеративной дифференциации.

ЛИТЕРАТУРА

Кондратьева Е. А. (1955). О строении верхушки вегетативного побега покрытосеменных. Вестн. ЛГУ, сер. биол., геогр. и геол., 1. — Миляева Э. Л. (1975). Структура и функционирование апикальных меристем стеблей при переходе к цветению. В кн.: Биология развития растений. Наука, М. — Ростовцева З. П. (1967). Изменение цитофизиологического состояния верхушечной меристемы побега ячменя в связи с переходом к репродуктивному периоду. Физиол. раст., 14, 3. — Серебрякова Т. И. (1963). Строение и деятельность верхушки побега. Бот. ж., 48, 5. — Стефанов С. Б. (1974). Окулярная вставка для полных стереологических исследований. Цитология, 16, 11. — Христолюбова Н. Б. (1974). К истории развития стереологических методов и вывод основных формул. В кн.: Применение стереологических методов в цитологии. Новосибирск. — Чайлахян М. Х. (1970). Цветение и фотопериодизм растений. Успехи совр. биол., 69, 2. — Bernier G. (1971). Structural and metabolic changes in the shoot apex in transition to flowering. Canad. J. Bot., 49, 6, — Bodson M. (1975). Variation in the rate of cell division in the apical meristem of *Sinapis alba* during transition to flowering. Ann. Bot., 39. — Bronchart R., G. Bernier, J. M. Kinet, A. Havelange. (1970). RNA synthesis in the cells of the apical meristem of *Sinapis alba* during transition from the vegetative to the reproductive condition. Planta, 91, 3. — Buvat R. (1972). Structure, évolution et fonctionnement du méristème apical de quelques Dicotylédones. Ann. Sci. Nat. Bot., 11, 13. — Chinoy J. J. (1969). A new concept of flowering on the basis of molecular and submolecular events occuring in the shoot apex and the leaf of wheat. Ind. J. Plant Physiol., 12, 1—2. — Gifford E. M., Jr., K. Stewart. (1965). Ultrastructure of vegetative and reproductive apices of *Chenopodium album*. Science, 149, 3679. — Havelange A., G. Bernier, A. Jacqmard. (1974). Descriptive and quantitative study of ultrastructural changes in the apical meristem of mustard in transition to flowering. J. Cell. Sci., 16, 2. — Jacqmard A., J. P. Miksche, G. Bernier. (1972). Quantitative study of nucleic acids and proteins in the shoot apex of *Sinapis alba* during transition from the vegetative to the reproductive condition. Amer. J. Bot., 59, 4. — Knox R. B., L. T. Evans. (1966). Inflorescensce initiation in *Lolium temulentum* L. Histochemical changes at the shoot apex during induction. Canad. J. Bot., 49, 6. — Nougaréde A., R. Bronchart. (1965). Metabolisme des acides nucleiques dans le meristeme apical du *Perilla nankinensis* au cours des diverses phases du developpement. C. R. Acad. Sci., 260, 11. — Nougaréde A., R. Bronchart, G. Bernier, P. Rondet. (1964). Comportement du meristem apical du *Perilla nankinensis* en relation aves les condition photoperiodiques. Rev. Gen. Bot., 71, 2. — Weibel E. (1969). Stereological principles for morphometry in electronen microscopic cytology. Intern. Rev. Cytol., 26. — Yeung E. C., R. L. Peterson. (1972). Studies on the rosette plant *Hieracium floribundum*. Observations related to flowering and axillary bud development. Canad. J. Bot., 50, 1.

ВНИИ прикладной молекулярной
биологии и генетики,
Москва.

Получено 26 IV 1979.

УДК 581.48 : 632.51 (477.75)

С. К. Кожевникова, Л. В. Махаева

СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ И КАЧЕСТВЕННЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ СЕМЯН СОРНЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ НА ВИНОГРАДНИКАХ ЮЖНОГО БЕРЕГА КРЫМА

S. K. KOZHEVNIKOVA, L. V. MAHAYEVA. THE SEED PRODUCTIVITY AND QUALITATIVE INDICES OF THE SEEDS OF THE PERENNIAL WEEDS IN THE VINEYARDS OF THE SOUTHERN COAST OF THE CRIMEA

В течение трех лет у семи многолетних видов, относящихся к сорным доминантам виноградников Южного берега Крыма, изучались потенциальная и реальная семенная продуктивность, абсолютный вес, всхожесть и урожай семян. Высокая семенная продуктивность у корнеотпрысковых видов (6 видов) сочеталась с повышенными качественными показателями семян (абсолютный вес, всхожесть). Низкие семенная продуктивность и качественность семян отмечены у корневищного сорняка свинороя пальчатого, что говорит об угнетенности семенного размножения. Всхожесть семян одних и тех же видов ежегодно менялась независимо от температурных условий проращивания.

В данной работе представлены результаты трехлетнего (1972—1974 гг.) изучения семенной продуктивности семи видов многолетних сорняков на виноградниках Южного берега Крыма. Одновременно проводились обследования сорной растительности сельскохозяйственных угодий всего Крыма и были выявлены наиболее обильные и распространенные сорняки для различных культур (Кожевникова, Махаева, 1975). В виноградниках (виноград — одна из основных культур Крыма) именно к таким сорным видам, часто выступающим в роли доминантов, относятся вьюнок полевой *Convolvulus arvensis* L.,[1] бодяк седой *Cirsium incanum* (S. G. Gmel.) Fisch., клоповник крупковидный *Lepidium draba* L., молочай лозный *Euphorbia virgata* Waldst. et Kit., цикорий обыкновенный *Cichorium intybus* L., хондрилла ситниковидная *Chondrilla juncea* L., свинорой пальчатый *Cynodon dactylon* (L.) Pers. Первые четыре вида принадлежат к группе корнеотпрысковых сорняков. Цикорий обыкновенный и хондрилла ситниковидная хотя и относятся к стержнекорневым видам, но в условиях земледелия приобретают способность размножаться отрезками корней. Свинорой — корневищный сорняк с глубоким залеганием корневищ.

Количество и качество семян, продуцируемых сорными видами в конкретных условиях обитания, значительно меняются в зависимости от влияния культуры, агрофона, почвенно-климатических условий (Корсмо, 1933; «Сорные растения СССР», 1934—1935; Лебедев, 1936; Котт, 1947; Мальцев, 1962; Гештовт, 1965). Эти показатели могут быть использованы как в практических целях для разработки мероприятий по борьбе с сорняками, так и для решения некоторых теоретических вопросов биологии семенного размножения. Однако единая, хорошо разработанная методика изучения семенной продуктивности сорняков отсутствует, поэтому в своих исследованиях сорных многолетников мы использовали методики изучения семенной продуктивности травянистых многолетников природных ценозов (Работнов, 1960; Вайнагий, 1973, 1974а), учитывая некоторые особенности условий культурфитоценозов. Семенная продуктивность указанных видов определялась на плантациях виноградников, размещенных на террасных участках с коричнево-бурыми, суглинисто-щебенчатыми почвами. Одна из плантаций, находящаяся в окрестностях пос. Ботаническое, состоит из четырех ярусов террас. Вторая плантация, на которой учитывались только клоповник крупковидный и молочай лозный, располагается вблизи санатория «Ай-Даниль» на трех ярусах террас. Как и все промышленные насаждения виноградников, они имеют шпалерную систему опоры с направлением рядов поперек склона. Экземпляры всех перечисленных выше сорных видов собирали методом систематического отбора — в начале, середине и конце каждого десятого ряда. За учетные образцы условно принимали плодоносящие особи, достаточно хорошо морфологически отграниченные надземно, или генеративные побеги (свинорой пальчатый). Для каждого вида было собрано 100 образцов, которые помещали в отдельные пакеты и в дальнейшем обрабатывали в лабораторных условиях. Только у двух видов — бодяка седого и хондриллы ситниковидной — корзинки во всех фазах (бутонизации, цветения, плодоношения) подсчитывали на участках, а для камеральной обработки отбирали корзинки со зрелыми плодами.

---

[1] Названия растений даны по «Определителю высших растений Крыма» (1972).

Камеральная обработка состояла в подсчетах числа зрелых и незрелых плодов, цветков и бутонов на каждом из 100 образцов. Зрелые плоды отделяли, из них получали среднюю пробу, в которой на 100 плодах (взятых произвольно) подсчитывали число семян.

На основании полученного цифрового материала в результате соответствующих пересчетов выявлены: 1) реальная семенная продуктивность — среднее число зрелых неповрежденных семян; 2) потенциальная семенная продуктивность — среднее число зрелых, незрелых и нереализовавшихся семян или семяпочек; 3) процент семинификации (Вайнагий, 1973) — число семяпочек, реализовавшихся в семена; 4) урожай семян, для определения которого закладывались пробные площадки 0.25 м^2 в 50-кратной повторности, где учитывались плодоносящие особи или генеративные побеги (свинорой пальчатый) с последующим пересчетом на 1 м^2.

Сбор растений для определения семенной продуктивности проводился в конце июля—начале августа. Сроки сбора предшествовали летней механизированной обработке почвы, в результате которой уничтожались все взрослые плодоносящие особи. Эти растения и служили источником засорения почвы, пополняли ежегодно запас семян пахотного горизонта и определяли фактическую продукцию семян каждого года.

Плоды и семена, пораженные вредителями, не включались в показатели реальной, но входили в состав потенциальной семенной продуктивности. Исключение составлял вьюнок полевой, у семян которого не было заметно внешних признаков повреждения в момент сбора. Степень повреждения его семян устанавливалась перед их проращиванием и составляла ежегодно 30%. У бодяка седого, хондриллы ситниковидной и клоповника крупковидного повреждение семян не превышало 3—6%.

Весь цифровой материал обработан методом вариационной статистики (табл. 1).

Отмечено, что в вегетационный период каждого года наблюдались резкие колебания в размерах реальной и потенциальной продукции семян у отдельных экземпляров сорняков.

Широкая внутрипопуляционная вариабельность числа семян и семяпочек в сравнительно выровненных условиях плантаций виноградников прослеживалась ежегодно в течение всего срока исследований.

ТАБЛИЦА 1

Семенная продуктивность многолетних сорняков на виноградниках Южного берега Крыма

Вид	Год исследования	Реальная семенная продуктивность				Потенциальная семенная продуктивность				Семинификация, %	Урожай семян	
		lim x	$x \pm S_x$	C_v	P	lim y	$y \pm S_y$	C_v	P		число генеративных особей на 1 м²	число семян на 1 м²
Convolvulus arvensis	1972	0—426	80±9.1	114.2	11.3	12—2210	300±31.0	104.4	10.4	26	20	1600
	1973	8—1088	291±23.1	79.4	7.9	32—1112	347±25.8	74.4	7.4	83	28	8148
	1974	30—1270	218±18.7	86.0	8.6	36—1310	248±20.5	82.7	8.3	80	16	1472
Lepidium draba	1972	16—1034	346±21.3	61.7	6.2	44—3136	1019±69.7	68.4	6.8	33	4	1380
	1973	104—5694	1015±82.5	81.2	8.1	116—6492	2164±112.8	52.1	5.2	46	4	4060
	1974	36—3394	890±68.6	77.0	7.7	120—5262	1161±80.9	69.6	6.9	76	4	3560
Chondrilla juncea	1972	0—1896	277±28.2	101.0	10.1	72—6192	1067±100.7	94.3	9.4	27	8	2216
	1973	0—972	151±17.9	119.0	12.0	187—6171	1446±117.0	80.9	8.1	10	4	600
	1974	0—928	201±20.0	99.4	10.0	180—6660	1444±126.0	87.8	8.8	14	6	1206
Euphorbia virgata	1972	3—564	145±11.7	81.0	8.1	18—864	239±16.5	69.0	7.0	60	8	1160
	1973	3—510	77±5.9	76.5	7.6	18—510	104±7.5	71.4	7.1	73	8	616
	1974	0—420	114±9.3	81.9	8.2	21—1131	154±11.2	72.3	7.2	74	3	342
Cichorium intybus	1972	24—8208	1312±129.5	98.6	9.9	168—8408	1580±146.6	92.8	9.3	83	8	10496
	1973	0—2532	612±42.0	68.7	6.9	120—2954	825±52.5	63.7	6.4	74	4	2448
	1974	0—5850	816±86.7	106.2	10.6	126—5850	1024±96.0	93.7	9.4	80	2	1632
Cirsium incanum	1972	0—2860	483±55.5	114.9	11.5	78—4212	1287±82.2	63.9	6.4	37	28	13484
	1973	0—4900	1194±93.0	77.9	7.8	931—11662	347±203.0	58.7	5.9	34	12	14328
	1974	0—3504	855±70.9	83.0	8.3	720—5712	2222±106.0	47.7	4.8	39	12	10260
Cynodon dactylon	1972	0—65	10±1.42	141.7	14.2	118—962	272±7.0	25.8	2.6	3	106	1060
	1973	0—45	2±0.66	333.8	33.4	117—387	220±5.5	24.9	2.5	0.9	840	1680
	1974	0—6	12±0.14	12.2	1.2	250—918	217±3.9	12.4	1.2	3	36	432

Об уровне колебаний семенной продуктивности можно судить по коэффициенту вариации. Используя шкалу уровней изменчивости, предложенную С. А. Мамаевым (1968), можно считать, что у всех корнеотпрысковых многолетников как число семян, так и количество семяпочек варьируют на высоком уровне (62—119, 47—104). Нельзя выявить закономерность колебания коэффициента вариации у свинороя пальчатого (12.2—333.8). Такое явление отмечалось обычно у видов, находящихся в экстремальных условиях существования, что совсем не характерно для указанного вида. Возможно, это связано с недостаточным опылением.

Различные исследователи отмечали, что у компонентов естественных ценозов число семян колеблется более резко, чем число семяпочек. Так, некоторые скально-горностепные эндемики Урала в соответствии со шкалой С. А. Мамаева имеют средний уровень изменчивости в количестве семяпочек (15—26) и высокий — в количестве семян (28—48) (Томилова, Мелехова, 1976). У высокогорных растений Карпат внутрипопуляционные колебания количества семян (27—144) значительно шире, чем семяпочек (15—43) (Вайнагий, 1974б).

Одним из важнейших показателей семенного размножения вида является процент семинификации. Устойчиво высоким процентом семинификации обладали два вида из семи исследованных (табл. 1): цикорий обыкновенный (83—74—80) и молочай лозный (60—73—74). У вьюнка полевого (26—83—80) и клоповника крупковидного (33—46—76) наблюдались колебания этого показателя с понижением в отдельные годы, характеризующиеся недостаточным количеством осадков в зимний и ранневесенний периоды. Хондрилла ситниковидная (27—10—14) и бодяк седой (37—34—39) отличались постоянно низким процентом семинификации, а свинорой пальчатый — совсем незначительным (3—0.9—3). Обычно для видов естественной флоры низкий процент семинификации свидетельствует о несоответствии условий обитания биологическим потребностям вида (Вайнагий, 1974а, б).

У видов сорных растений, отличающихся высокой семенной продуктивностью и урожаем семян, низкий процент семинификации объясняется, по-видимому, действием антропогенного фактора (сроки культивации).

Кроме внутрипопуляционных различий, в семенной продукции исследованных видов отмечены сильные расхождения ее средних годовых показателей. В отдельные годы семенная продукция некоторых видов уменьшалась или увеличивалась в 2—2.5 раза. Подобные годичные флуктуации свойственны как сорным корнеотпрысковым многолетникам, засоряющим зерновые культуры (Гештовт, 1965), так и компонентам естественных ценозов (Антонов и др., 1970; Голубев, 1970). Причиной их считают эколого-биологические особенности видов или воздействие погодных условий данного или предыдущего годов, когда начинают формироваться почки, образующие побеги. Годы с сильно пониженной семенной продуктивностью за период наших исследований как раз и характеризовались засушливыми весенними и первыми летними месяцами, оказавшими отрицательное влияние на процессы образования семян.

Более высокая семенная продуктивность в отдельные годы сочеталась у всех видов с повышением качества семян. Выводы о таком параллелизме в изменении качественных и количественных показателей напрашиваются при сравнении данных по семенной продуктивности и абсолютному весу семян.

Абсолютный вес семян определяли (за два последних года) путем взвешивания 1 тыс. штук семян каждого вида в пятикратной повторности (табл. 2). Бо́льший абсолютный вес семян наблюдался в годы с более высокой семенной продуктивностью.

Следовательно, экологические факторы, способствующие увеличению количества семян, приводят к образованию биологически более полноценных семян с повышенным процентом всхожести.

Качество семян определяется также их всхожестью и энергией прорастания. Изучением всхожести семян сорняков занимались многие исследователи как в полевых, так и в лабораторных условиях (Поленов, 1960; Котт, 1963; Зубкевич, 1966, Погодин и др., 1970; Фисюнов, 1974). К характерным особенностям прорастания семян сорняков они относят его растянутые сроки и стимулирующие действие переменных температур на энергию прорастания и всхожесть у большинства сорных видов.

Определение всхожести семян исследованных видов мы проводили только в лабораторных условиях после четырех месяцев сухого хранения при 20—30° С. Семена проращивали в чашках Петри по 100 штук в четырех повторностях на влажной фильтровальной бумаге в следующих температурных режимах: 1) комнатная температура (17—23°); 2) термостат (32—35°); 3) холодильник (6—8°); 4) переменная температура (термостат—холодильник). Опыт продолжался целый год, так как во всех режимах семена прорастали постепенно и медленно. Исключение составляла лишь хондрилла ситниковидная, отличающаяся высокой энергией прорастания семян. Почти у всех видов семена начинали прорастать сразу же после посева и за 30—45 дней давали основное число проростков. Дальнейшее прорастание их проходило неравномерно, отдельными партиями и вспышки его были приурочены к сезонам года (март—апрель, июль—август, октябрь). Такая ритмичность в прорастании семян наблюдалась ежегодно. Общая всхожесть семян представлена в табл. 3.

ТАБЛИЦА 2

Абсолютный вес семян за два года

Вид	Средний вес семян, г	
	1973	1974
Convolvulus arvensis	7.6816	7.1259
Lepidium draba	1.9264	1.5539
Cichorium intybus	1.2578	1.4282
Euphorbia virgata	3.2001	3.2053
Cirsium incanum	1.0462	1.0320
Chondrilla juncea	—	0.6094

Постоянно высокая всхожесть отмечалась у семян хондриллы сигниковидной (62—100), низкая — у свинороя пальчатого (0—6.5). У всех остальных видов даже при одинаковых температурных условиях процент всхо-

ТАБЛИЦА 3

Всхожесть семян (%) сорных многолетников в различных температурных условиях (в ° С)

Вид	Год сбора семян	17—23	32—35	8—6	6—35
Convolvulus arvensis	1972	19	31	10	32
	1973	25	40.5	15.5	49
	1974	10.5	11.5	8.5	6.5
Lepidium draba	1972	62	26	13	41
	1973	74	6.5	83	70.5
	1974	29.5	1	71.5	54
Cirsium incanum	1972	4	70	1	50
	1973	21	37	41	78
	1974	5	24.5	7	67
Euphorbia virgata	1972	0	21	1	70
	1973	8	8.5	16	47
	1974	1.5	36.5	45	52.6
Chondrilla juncea	1972	72	71	62	75
	1973	100	96	100	100
	1974	99.5	100	100	98
Cichorium intybus	1972	10	48	1	36
	1973	17	45.5	36	52
	1974	25	40	52.5	47
Cynodon dactylon	1972	0	0	2	2
	1973	0	0	0	0
	1974	0	2	0.5	6.5

жести каждый год менялся. Более высокая всхожесть во всех режимах приурочена к годам с повышенными продуктивностью и абсолютным весом семян.

Зависимость от температурных условий при прорастании семян выражена только у молочая лозного и в меньшей степени — у бодяка седого и цикория обыкновенного. У семян этих видов наблюдалось повышение всхожести в условиях переменных температур. Семена хондриллы ситниковидной одинаково хорошо прорастали во всех условиях; у вьюнка полевого и цикория обыкновенного — в термостате и при переменных температурах; у клоповника крупковидного — при комнатных, переменных, а в отдельные годы и при пониженных темиературах.

В большинстве случаев переменная температура положительно воздействует на прорастание семян сорняков, вероятно, она больше соответствует природным условиям развития этих растений.

Из сказанного можно сделать следующие выводы:

1. Количество семян и семяпочек, продуцируемых одной особью корнеотпрысковых многолетников в вегетационный период года на виноградниках Южного берега Крыма, изменяется в широких пределах.

2. Корнеотпрысковые сорняки характеризуются высокой как реальной, так и потенциальной семенной продуктивностью и большим урожаем семян.

3. У корневищного сорняка свинороя пальчатого отмечаются незначительная семенная продуктивность и низкое качество семян, следовательно, генеративное размножение данного вида подавлено.

4. Изучение динамики семенной продуктивности за три года показало наличие у большинства видов разногодичных ее колебаний, которые можно объяснить погодными условиями текущего или предшествующего годов.

5. В группе корнеотпрысковых сорняков наблюдались индивидуальные особенности в биологии прорастания семян: ритм прорастания, температурные требования, различная всхожесть.

ЛИТЕРАТУРА

Антонова К. Г., А. А. Кирильцева, В. А. Михайлова. (1970). Семенная продуктивность растений центральных Кара-Кумов. Проблема освоения пустынь, 1. — Вайнагий И. В. (1963). Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. Растит. рес., 9, 2. — Вайнагий И. В. (1974а). О методике изучения семенной продуктивности растений. Бот. ж., 59, 6. — Вайнагий И. В. (1974б). Семенная продуктивность и всхожесть семян некоторых высокогорных растений Карпат. Бот. ж., 59, 10. — Гештовт Ю. Н. (1965). Семенная продуктивность и абсолютный вес семян молокана татарского, бодяка полевого и осота в Кокчетавской области. Тр. Казахск. инст. защиты раст., 9. — Голубев В. Н. (1970). Динамика семенной продуктивности некоторых видов нагорной луговой степи крымской яйлы. Бюл. МОИП, отд. биол., 75, 2. — Зубкевич Г. И. (1966). Некоторые вопросы биологии семян сорных растений. Автореф. канд. дис. Минск. — Кожевникова С. К., Л. В. Махаева. (1975). Сорные растения полевых и садовых культур Крыма. Тр. Никитск. бот. сада, 2. — Корсмо Э. (1933). Сорные растения современного земледелия. Сельхозгиз. М.; Л. — Котт С. А. (1947). Биологические особенности сорных растений и борьба с засоренностью почвы. Сельхозгиз. М. — Котт С. А. (1963). Потенциальная плодовитость сорных растений. Вестн. с.-х. науки, 6. — Лебедев Ф. К. (1936). К вопросу о семенной продуктивности сорных растений. Сов. бот., 3. — Мальцев А. И. (1962). Сорная растительность СССР и меры борьбы с ней. Сельхозгиз. М.; Л. — Мамаев С. А. (1968). О закономерностях колебания амплитуды внутривидовой изменчивости. Журн. общ. биол., 4. — Определитель высших растений Крыма. (1972). Наука. Л. — Погодин С. И., Е. Я. Рубенис, О. Я. Кулитан. (1970). К вопросу о прорастании семян сорных растений в Латвийской ССР. Тр. Латв. с.-х. акад., 24. — Поленов Л. В. (1960). Влияние температурных условий на прорастание семян наиболее распространенных сорных растений степной зоны УССР. Тр. Днепропетровск. с.-х. инст., 7. — Работнов Т. А. (1960). Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах. Полевая геоботаника, 2. — Сорные растения СССР. (1934—1935). Тт. 1—4. Изд. АН СССР. М.; Л. — Томилова Л. И., Л. К. Мелехова.

(1976). Семенная продуктивность некоторых скальных горностепных эндемиков Урала. Мат. по экологии и физиологии растений уральской флоры. Свердловск. — Фисюнов А. В. (1974). Борьба с сорняками в посевах кукурузы. Киев.

Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 31 V 1978.

УДК 581.9 : 581.526.426.2

Л. А. Игнатьева

ОБИЛИЕ ВИДОВ КУСТАРНИЧКОВО-ТРАВЯНОГО ЯРУСА ТЕМНОХВОЙНОГО ЛЕСА

L. A. IGNATIEVA. SPECIES ABUNDANCE OF THE UNDERSHRUB-GRASS LAYER OF THE DARK CONIFEROUS FOREST

Впервые для темнохвойного леса дренированных местообитаний южной тайги Западной Сибири приводится количественная характеристика числового и весового участия видов кустарничково-травяного яруса. Дана характеристика сезонной динамики их участия и показана их фитоценотическая роль. На основании полученных данных выделены доминанты. Основную массу кустарничково-травяного яруса (90%) образует небольшое (10—12) число видов. Состав преобладающих видов остается неизменным по всем показателям в течение сезона. Определение участия группы преобладающих видов проведено с точностью в пределах до 37% в каждый срок.

Характеристика живого напочвенного покрова является одним из основных классификационных критериев лесной типологии. Тем не менее количественные методы изучения нижних ярусов леса разработаны недостаточно.

Исследования, проведенные по Международной биологической программе, стимулировали широкое применение количественных методов для учета массы надземной части живого напочвенного покрова, определения ее в наиболее характерных и распространенных типах и формациях леса. Задача первостепенной важности современного этапа — разработка и внедрение в практику исследований объективных методов определения роли вида (его обилия, участия) в формировании живого напочвенного покрова лесов.

В период изучения продуктивности южнотаежных темнохвойных лесов Западной Сибири перед нами были поставлены задачи — определить количественными методами обилие (участие) видов кустарничково-травяного яруса, проследить его сезонную динамику, оценить фитоценотическую роль видов. Результаты этого исследования изложены в настоящей статье.

Исследования проводились в характерном для ландшафта южной тайги Западной Сибири темнохвойном лесу, занимающем наиболее дренированные местообитания и представляющем наиболее продуктивные и хозяйственно ценные насаждения. Пробная площадь заложена на участке леса, расположенном на водораздельном увале р. Иксы (левый приток Оби) и ее притоков. Микрорельеф выражен слабо, нанорельеф развит в виде валежа различной степени разложения. Почва — дерново-сильноподзолистая, со вторым гумусовым горизонтом, суглинистая.

В составе древостоя: пихта *Abies sibirica*, кедр *Pinus sibirica*, ель *Picea obovata* с примесью березы пушистой *Betula pubescens* и осины *Populus tremula*. Таксационные показатели древостоя сильно варьируют. Состав — 4К4П1Е1БедОс (по сумме площадей сечений); средний возраст (лет): кедр — 220, пихта — 160, ель — 150; средняя высота древостоя 27 м, средний диаметр 30 см, полнота 0.7. В подросте — ель, пихта, кедр, береза; по площади он распределен неравномерно. Количество подроста — 8 тыс. экз./га, из них 60% пихты.

Подлесок (сомкнутость полога менее 0.1) представлен более чем 10 видами, преобладают рябина *Sorbus sibirica*, черемуха *Padus avium* (*P. racemosa*), смородина черная *Ribes nigrum*.

Хорошо развит живой напочвенный покров, неоднородный по горизонтальной структуре (мозаичный). Наиболее четко выделяются три микроценоза: зеленомошный, мелкотравно-осоковый и папоротниковый, занимающие соответственно 50, 35 и 15% площади. В каждый микроценоз входят 20—25 видов трав и кустарничков, в составе кустарничково-травяного яруса всего исследуемого фитоценоза более 50 видов.

Учет надземной массы кустарничково-травяного яруса проводился методом максимального укоса 3 раза в сезон. Учетные площадки размещались регулярным способом, повторность их 30-кратная.

Мы придерживаемся определения понятия «обилие», данного Л. Г. Раменским (1938) и В. М. Понятовской (1964). Считаем целесообразным четко разграничить:

1) обилие (количество вида, участие вида в сообществе) как количественная характеристика ценопопуляции;

2) соотношение видов в сообществе как количественная характеристика фитоценоза, характеристика одного из его основных признаков — количественного состава (Быков, 1957; Понятовская, 1964, и др.).

В настоящее время для характеристики участия вида в сообществе используется целый ряд показателей: покрытие, весовое и числовое обилие, встречаемость, истинное покрытие и др.

Применение каждого из показателей имеет свои преимущества и недостатки. Метод определения встречаемости видов относительно прост и объективен, но сам по себе мало информативен. Метод определения числового участия (численности) довольно трудоемок, имеет погрешности из-за сложности выделения единиц учета (побегов, особей), однако он достаточно объективен для видов с обособленными побегами или особями и достаточно информативен.

Наибольшую информативность и объективность, на наш взгляд, дает метод весового участия (обилия). Измерение массы органического вещества, лежащее в основе метода, — наиболее распространенный при изучении неживой и живой природы показатель, очень важный и значительный, определяющий суть продукционного процесса. Основной недостаток метода — исключительная трудоемкость, в силу чего не всегда представляется возможность получить достоверные данные.

Параллельно с учетом фитомассы кустарничково-травяного яруса исследуемых ценозов получены информация о количественной характеристике каждого вида, ценопопуляций травяного и кустарничкового ярусов и абсолютные показатели, характеризующие число побегов на площади, их вес. Пересчитанные относительные величины характеризуют участие видов (табл. 1, 2).

Основную массу кустарничково-травяного яруса (90.0%) образует небольшое число видов: в июне — 11 видов, в июле — 10, в августе — 12 (табл. 1). Преобладающий по массе вид *Carex macroura* дает от 20.0 до 30.0% общей массы. Второе место по значению занимает группа из 2—3 видов, состав и порядок которой несколько варьируют в течение сезона (*Equisetum pratense*, *Calamagrostis obtusata*, *Dryopteris austriaca*, *Stellaria bungeana*, *Oxalis acetosella*), доля их участия — 10.0—19.9°/₀. Выделяются еще три группы растений по участию их в общей массе: 3—4 вида с обилием 5.0—9.9%, 6—7 видов с участием 1.0—4.9% и большая группа из 15—16 видов с незначительным участием (десятые и сотые доли процента). Состав преобладающих видов довольно постоянный. Доминирует по массе в течение всего сезона *Carex macroura*, второе место также устойчиво занимает *Equisetum pratense*, на третьем месте ко времени полной сформированности кустарничково-травяного яруса оказывается *Calamagrostis obtusata*. Следует также отметить, что состав шести преобладающих по массе видов

ТАБЛИЦА 1

Сезонная динамика весового обилия кустарничково-травяного яруса, %

Обилие					
июнь		июль		август	
Carex macroura	22.82	*Carex macroura*	28.18	*Carex macroura*	18.40
Equisetum pratense	10.74	*Equisetum pratense*	15.43	*Equisetum pratense*	12.45
Oxalis acetosella	10.54	*Calamagrostis obtusata*	10.06	*Calamagrostis obtusata*	11.93
Dryopteris austriaca	10.12	*Dryopteris austriaca*	8.49	*Stellaria bungeana*	11.14
Stellaria bungeana	8.52	*Stellaria bungeana*	8.48	*Oxalis acetosella*	8.82
Calamagrostis obtusata	6.82	*Oxalis acetosella*	8.47	*Dryopteris austriaca*	8.44
Maianthemum bifolium	6.52	Всего у 6 видов. . . .	79.11	*Athyrium filix-femina*	5.68
Dryopteris linnaeana	6.19	*Aconitum excelsum*	3.16	*Cinna latifolia*	4.70
Всего у 8 видов . .	82.27	*Cinna latifolia*	2.82	Всего у 8 видов	81.56
Equisetum sylvaticum	4.18	*Equisetum sylvaticum*	2.61	*Athyrium crenatum*	2.82
Athyrium filix-femina	2.47	*Athyrium filix-femina*	2.46	*Equisetum sylvaticum*	2.69
Cinna latifolia	2.18	Всего у 10 видов	90.16	*Lamium album*	2.27
Всего у 11 видов	91.10	*Maianthemum bifolium*	2.02	*Maianthemum bifolium*	2.22
Aconitum excelsum	1.52	*Dryopteris linnaeana*	1.72	Всего у 12 видов	91.56
Trientalis europaea	1.16	*Urtica dioica*	1.16	*Cacalia hastata*	1.63
Urtica dioica	1.10	*Circaea alpina*	0.98	*Circaea alpina*	1.40
Adoxa moschatellina	0.91	*Aegopodium podagraria*	0.84	*Aegopodium podagraria*	0.96
Lamium album	0.82	*Glechoma hederacea*	0.51	*Aconitum excelsum*	0.77
Impatiens noli-tangere	0.62	*Trientalis europaea*	0.41	*Glechoma hederacea*	0.73
Carex sp.	0.38	*Adoxa moschatellina*	0.40	*Milium effusum*	0.63
Aegopodium podagraria	0.37	*Lamium album*	0.40	*Dryopteris linnaeana*	0.57
Circaea alpina	0.36	*Dryopteris thelypteris*	0.26	*Adoxa moschatellina*	0.48
Paris quadrifolia	0.35	*Carex* sp.	0.20	*Trientalis europaea*	0.36
Luzula pallescens	0.35	*Milium effusum*	0.19	*Impatiens noli-tangere*	0.30
Milium effusum	0.32	*Galium triflorum*	0.17	*Galium triflorum*	0.15
Glechoma hederacea	0.25	*Impatiens noli-tangere*	0.14	*Linnaea borealis*	0.14
Viola selkirkii	0.25	*Paris quadrifolia*	0.13	*Viola selkirkii*	0.13
Galium boreale	0.06	*Viola selkirkii*	0.12	*Paris quadrifolia*	0.11
G. triflorum	0.04	*Galium boreale*	0.12	*Carex* sp.	0.04
Vicia sylvatica	0.02	*Linnaea borealis*	0.04	*Galium boreale*	0.02
Linnaea borealis	0.00	*Rubus saxatilis*	0.04	*Angelica sylvestris*	0.01
				Rubus arcticus	0.01

ТАБЛИЦА 2

Сезонная динамика числового обилия растений кустарничково-травяного яруса, %

Обилие					
июнь		июль		август	
Oxalis acetosella	38.61	*Oxalis acetosella*	48.94	*Oxalis acetosella*	54.58
Carex macroura	16.48	*Carex macroura*	17.37	*Carex macroura*	10.36
Calamagrostis obtusata	10.89	*Calamagrostis obtusata*	7.82	*Stellaria bungeana*	7.53
Maianthemum bifolium	8.14	*Stellaria bungeana*	5.40	*Calamagrostis obtusata*	7.38
Stellaria bungeana	5.97	*Circaea alpina*	5.05	*Circaea alpina*	6.51
Всего у 5 видов	80.09	Всего у 5 видов	84.58	*Maianthemum bifolium*	2.84
Dryopteris linnaeana	3.82	*Maianthemum bifolium*	4.51	*Equisetum pratense*	1.35
Carex sp.	2.38	*Dryopteris austriaca*	1.76	Всего у 7 видов	90.55
Equisetum pratense	2.33	*Equisetum pratense*	1.55	*Cinna latifolia*	1.33
Dryopteris austriaca	2.23	Всего у 8 видов	90.85	*Dryopteris austriaca*	1.32
Всего у 9 видов	90.85	*Dryopteris linnaeana*	1.47	*Adoxa moschatellina*	1.08
Circaea alpina	1.85	*Adoxa moschatellina*	1.06	*Glechoma hederacea*	0.85
Trientalis europaea	1.26	*Cinna latifolia*	0.91	*Trientalis europaea*	0.73
Adoxa moschatellina	1.15	*Trientalis europaea*	0.75	*Athyrium filix-femina*	0.61

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Обилие					
июнь		июль		август	
Impatiens noli-tangere	0.99	*Carex* sp.	0.55	*Viola selkirkii*	0.60
Cinna latifolia	0.81	*Viola selkirkii*	0.52	*Dryopteris linnaeana*	0.54
Viola selkirkii	0.53	*Aegopodium podagraria*	0.42	*Linnaea borealis*	0.43
Lamium album	0.52	*Galium triflorum*	0.25	*Aegopodium podagraria*	0.39
Equisetum sylvaticum	0.45	*Equisetum sylvaticum*	0.23	*Equisetum sylvaticum*	0.33
Aegopodium podagraria	0.44	*Athyrium filix-femina*	0.23	*Athyrium crenatum*	0.29
Aconitum excelsum	0.22	*Aconitum excelsum*	0.22	*Impatiens noli-tangere*	0.25
Athyrium filix-femina	0.22	*Impatiens noli-tangere*	0.20	*Milium effusum*	0.17
Galium triflorum	0.21	*Galium boreale*	0.17	*Cacalia hastata*	0.14
Glechoma hederacea	0.16	*Glechoma hederacea*	0.16	*Galium triflorum*	0.09
Luzula pallescens	0.13	*Lamium album*	0.09	*Paris quadrifolia*	0.08
Paris quadrifolia	0.07	*Paris quadrifolia*	0.09	*Carex* sp.	0.07
Milium effusum	0.07	*Linnaea borealis*	0.80	*Lamium album*	0.06
Galium boreale	0.06	*Urtica dioica*	0.08	*Angelica sylvestris*	0.03
Urtica dioica	0.01	*Dryopteris thelypteris*	0.06	*Aconitum excelsum*	0.03
Vicia sylvatica	0.01	*Milium effusum*	0.03	*Galium boreale*	0.02
Linnaea borealis	0.00	*Rubus arcticus*	0.01	*Rubus arcticus*	0.02
		R. saxatilis	0.01		

остается неизменным на протяжении сезона, несколько меняются местами четвертый, пятый и шестой виды. Еще более четко группируются виды по числовому обилию (участию, табл. 2). В течение всего сезона доминируют *Oxalis acetosella* — 38.61—54.58%, *Carex macroura* — 10.36—17.37% и *Calamagrostis obtusata* — 7.53—10.89%. Преобладающей по числовому участию в течение всего сезона стабильно остается группа из 7—10 видов, на долю которых приходится более 90.0%.

В литературе часто отмечается, что определение числового и весового участия (обилия) видов трудоемко и имеет невысокую точность. Остановимся на достоверности полученных данных (табл. 3, 4). Действительно, точность определения как числового, так и весового участия невелика, в большинстве случаев ошибка достигает ±50—100%. Однако бо́льшая часть этих видов в формировании ярусов принимает незначительное участие, что позволяет ими пренебрегать.

При определении обилия необходимо учитывать роль видов в кустарничково-травяном ярусе. Достоверно определять участие имеет смысл для видов, образующих 80—90% общего числа побегов или надземной массы яруса. Так, в июле пять преобладающих видов, образовавших 84.58% всего числа побегов, определены с точностью до ±37.22%. Участие семи видов, образовавших в августе 89.65% всего числа побегов, определено с точностью ±31.94%. Шесть преобладающих видов в июле образовали 79.11% всей массы кустарничково-травяного яруса, точность определения их участия ±31.11, только один вид из их числа определен с точностью ±50.47%. Достоверность определения обилия пяти видов, образовавших в августе 62.74% всей массы, получена в пределах ±33.27%.

Таким образом, мы видим, что точность определения доминирующих видов также недостаточна. Однако следует принять во внимание некоторые соображения:

1) весовые данные объективны, их можно накапливать по разным фитоценозам и обобщать для ассоциаций или групп ассоциаций (Василевич, 1974);

2) точность определения весового и числового участия можно повысить до необходимого предела, используя метод моделей (Дружинина, 1963, и др.).

Поэтому имеет смысл собирать для наиболее распространенных и характерных типов леса или групп типов с относительно стабильными доминантами сведения по весу и числу ценопопуляций, числовому и весовому участию преобладающих видов.

ТАБЛИЦА 3

Основные параметры статистической обработки весового обилия, %

Вид	Июль			Август		
	δ	m	p	δ	m	p
Aconitum excelsum	10.9	2.00	63.29	0.5	0.10	71.42
Adoxa moschatellina	1.1	0.21	52.50	1.2	0.21	43.75
Aegopodium podagraria	2.4	0.43	51.19	2.8	0.52	54.16
Angelica sylvestris	—	—	—	0.1	0.02	100.00
Athyrium crenatum	—	—	—	4.2	0.77	100.00
A. filix-femina	13.5	2.46	100.00	19.2	3.51	61.79
Cacalia hastata	—	—	—	8.6	1.58	96.93
Calamagrostis obtusata	17.2	3.13	31.11	21.7	3.97	33.27
Carex macroura	30.6	5.59	19.83	30.4	5.54	30.10
Carex sp.	1.1	0.20	100.00	9.7	1.78	78.41
Cinna latifolia	6.1	11.1	39.36	17.5	3.19	67.87
Circaea alpina	2.4	0.43	43.87	2.0	0.36	25.71
Dryopteris austriaca	23.4	4.28	50.41	1.3	0.23	40.35
D. linnaeana	4.7	0.86	50.00	—	0.01	100.00
D. thelypteris	1.4	0.26	100.00	—	—	—
Equisetum pratense	15.0	2.74	17.75	12.9	2.36	18.95
E. sylvaticum	5.7	1.04	39.84	6.6	1.20	44.60
Galium boreale	2.2	0.41	80.39	25.8	4.71	55.80
G. triflorum	0.4	0.07	58.33	0.6	0.12	80.00
Glechoma hederacea	0.4	0.06	35.29	2.3	0.43	58.90
Impatiens noli-tangere	0.5	0.09	62.28	1.0	0.19	63.33
Lamium album	1.9	0.35	87.50	—	—	—
Linnaea borealis	0.2	0.03	75.00	0.2	0.04	100.00
Maianthemum bifolium	1.9	0.34	16.83	4.2	0.77	34.68
Milium effusum	1.0	0.19	100.00	2.0	0.37	58.73
Oxalis acetosella	8.4	1.53	18.06	11.6	2.12	24.03
Paris quadrifolia	0.4	0.07	53.84	0.3	0.06	54.54
Rubus arcticus	—	—	—	—	0.01	100.00
R. saxatilis	0.2	0.04	100.00	—	—	—
Stellaria bungeana	8.2	1.50	17.68	11.7	2.13	19.12
Trientalis europaea	0.7	0.13	31.70	0.4	0.08	22.22
Urtica dioica	6.3	1.16	100.00	15.5	2.82	100.0
Viola selkirkii	0.3	0.05	41.66	0.4	0.07	53.84

ТАБЛИЦА 4

Основные параметры статистической обработки числового обилия, %

Вид	Июль			Август		
	δ	m	p	δ	m	p
Aconitum excelsum	0.7	0.13	59.09	0.2	0.03	100.00
Adoxa moschatellina	2.9	0.53	50.00	2.1	0.38	35.18
Aegopodium podagraria	0.8	0.14	33.33	1.0	0.18	46.15
Angelica sylvestris	—	—	—	0.1	0.02	66.66
Athyrium crenatum	—	—	—	1.6	0.29	100.00
A. filix-femina	1.3	0.23	100.00	2.2	0.41	67.21
Cacalia hastata	—	—	—	0.7	0.13	92.85
Calamagrostis obtusata	13.0	2.37	30.30	11.7	2.13	28.86
Carex macroura	22.0	4.02	23.14	18.1	3.31	31.94
Carex sp.	3.0	0.55	100.00	0.4	0.07	100.00
Cinna latifolia	2.1	0.38	41.75	4.6	0.84	63.15
Circaea alpina	10.3	1.88	37.22	8.0	1.47	22.58
Dryopteris austriaca	5.4	0.98	55.68	4.1	0.75	56.81
D. linnaeana	3.9	0.71	48.29	1.1	0.20	37.03
D. thelypteris	0.3	0.06	100.00	—	—	—
Equisetum pratense	1.9	0.35	22.58	1.4	0.25	18.51
E. sylvaticum	0.5	0.09	39.13	0.8	0.15	45.45
Galium boreale	0.5	0.10	58.82	0.1	0.02	100.00
G. triflorum	0.4	0.08	32.00	0.4	0.07	77.77
Glechoma hederacea	0.4	0.08	50.00	2.4	0.44	51.76
Impatiens noli-tangere	0.7	0.12	60.00	0.6	0.11	44.00

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Вид	Июль			Август		
	δ	m	p	δ	m	p
Lamium album	0.4	0.07	77.77	0.3	0.05	83.33
Linnaea borealis	0.8	0.06	75.00	1.5	0.27	62.79
Maianthemum bifolium	5.7	1.04	23.05	2.9	0.53	18.66
Milium effusum	0.1	0.03	100.00	0.5	0.10	58.82
Oxalis acetosella	22.7	4.14	8.45	20.2	3.68	6.74
Paris quadrifolia	0.3	0.05	55.55	0.2	0.04	50.00
Rubus arcticus	—	0.01	100.00	0.1	0.02	100.00
R. saxatilis	—	0.01	100.00	—	—	—
Stellaria bungeana	3.8	0.69	12.77	7.7	1.41	18.72
Trientalis europaea	1.5	0.28	37.33	1.1	0.20	27.39
Urtica dioica	0.5	0.08	100.00	—	—	—
Viola selkirkii	1.0	0.18	34.61	2.0	0.36	60.00

Логическим завершением работы по изучению обилия является определение фитоценотической значимости, роли различных видов в сложении фитоценоза. Кроме того, что показатель фитоценотической значимости видов важен сам по себе, он дает возможность охарактеризовать одну из наиболее важных черт фитоценоза — количественное соотношение видов, более объективно подойти к выделению доминантов и доминантных групп и получить критерии для классификации растительных группировок.

В отечественной литературе довольно много работ по теории фитоценотипов (Буторина, 1963; Фрей, 1966; Макаревич, 1966; Игнатьева, 1973, и др.), однако в практике исследований нет сколько-нибудь общепринятых методов.

Вряд ли можно согласиться с необходимостью включать сейчас в понятие фитоценотипа эдификаторное значение. Вопрос этот слабо изучен, поэтому на современном этапе, на наш взгляд, достаточно определить роль ценопопуляций в продукционном процессе и в накоплении вещества и энергии. Эту сторону их значимости вполне выражают количественные критерии — вес, число, встречаемость.

Поскольку в данном случае мы располагаем только показателями числа и веса, то и выделять доминанты мы можем по этим показателям в период максимального развития напочвенного покрова. Чтобы оценить роль всех растений в формировании напочвенного покрова, использованы данные Л. А. Косачевой (1977) по массе мхов. В исследуемом сообществе масса их равна 45.5 г на 1 м^2, что составляет около 50% массы всего напочвенного покрова. Мхи представлены видами порядка *Bryales*, наиболее обильны *Hylocomium splendens* и *Rhitidiadelphus triquetrus*.

Если за основу выделения доминантов принять только критерий массы, то доминантами будут зеленые мхи и *Carex macroura*. Однако, несмотря на большую физиономичность и высокие показатели весового и числового обилия, *C. macroura* имеет ограниченное распространение и на пробной площади и в подобных сообществах занимает наиболее повышенные и дренированные элементы рельефа.

Совокупная характеристика видов по показателям числового и весового участия, соотношению площадей микрогруппировок дает основание в качестве доминантов в живом напочвенном покрове считать группу зеленых мхов и таежное мелкотравье (*Oxalis acetosella*, *Circaea alpina*, *Linnaea borealis*, *Dryopteris linnaeana* и др.). Полученные данные недостаточны для суждения о типологической принадлежности сообщества, необходимо накопление сведений для исследуемого сообщества в различных частях его ареала.

ЛИТЕРАТУРА

Буторина Г. Н. (1963). Эколого-ценотипический анализ кустарничково-травяного яруса лесных ассоциаций. В кн.: Типы лесов Сибири. Красноярск. — Быков Б. А. (1957). Геоботаника. Алма-Ата. — Василевич В. И. (1974).

Оценка точности определения биомассы и возможности экстраполяции полученных данных. Растит. рес., 10, 2. — Дружинина Н. П. (1963). О достоверности повидового учета продуктивности травяного покрова степных физико-географических фаций. Докл. Инст. геогр. Сибири и Дальнего Востока, 3. — Игнатьева Л. А. (1973). Определение обилия видов травяного покрова приобских лесов. В кн.: Растительность Приобья и ее хозяйственное использование. Новосибирск. — Косачева Л. А. (1977). Мхи среднего Приобья и их биологическая продуктивность. Автореф. канд. дис. Владивосток. — Макаревич В. Н. (1966). Голландские методы учета обилия видов по Де Фрису в сравнении с другими методами определения участия видов в луговых травостоях. Бот. ж., 51, 2. — Понятовская В. М. (1964). Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах. В кн.: Полевая геоботаника, 3. Л. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М. — Фрей Т. Э.-А. (1966). Некоторые аспекты фитоценотической значимости вида в растительном сообществе. Бот. ж., 51, 8.

Институт леса и древесины СО АН СССР,
Красноярск.

Получено 11 VI 1979.

УДК 582.262.2 : 581.35

А. Ф. Лукницкая

ОПЫТ ИСКУССТВЕННОГО ПОЛУЧЕНИЯ ЗИГОТ У НЕКОТОРЫХ ДЕСМИДИЕВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ *(CHLOROPHYTA, DESMIDIALES)* В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ

A. F. LUKNITSKAYA. AN ATTEMPT OF THE ARTIFICIAL OBTAINING OF THE ZYGOTES IN SOME DESMIDS (*CHLOROPHYTA, DESMIDIALES*) UNDER THE LABORATORY CONDITIONS

Описывается образование зигот у гомоталличных штаммов *Closterium moniliferum* и *C. rostratum* в лабораторных условиях. На твердой питательной среде Вариса при освещении 2600 лк (для *C. moniliferum*) и 1 тыс. лк (для *C. rostratum*) в течение 18 ч в сутки при температуре 20±0.5° С и в жидкой среде Вариса с помощью обогащения среды CO_2 при интенсивности освещения 5 тыс. лк в течение 18 ч в сутки при температуре 22±0.5° были получены многочисленные зиготы у изучаемых штаммов клостериума.

Известно, что десмидиевые водоросли в основном размножаются путем вегетативного деления, однако почти у всех родов этой группы известен и половой процесс — конъюгация, при которой роль гамет выполняют протопласты самих вегетативных клеток. После слияния протопластов образуется зигота, которая затем превращается в зигоспору, характеризующуюся наличием трех оболочек: экзоспория, мезоспория и эндоспория. Зигоспора прорастает после периода покоя.

Следует особо подчеркнуть, что обнаружить и проследить половой процесс у десмидиевых водорослей в природных условиях удается довольно редко и для многих видов он еще до сих пор не описан. Причины, вызывающие конъюгацию у десмидиевых, часто массовую, в естественных условиях трудно определимы и пока с достоверностью не установлены, поэтому воссоздать в лаборатории условия, способствующие половому процессу десмидиевых в водоемах, весьма затруднительно.

Долгое время попытки исследователей искусственно вызвать конъюгацию у десмидиевых не были успешными, однако в последнее время уже стали появляться работы, в которых авторы указывают, что им удавалось получать зиготы у десмидиевых в экспериментальных условиях. К сожалению, результаты исследований о возможностях индуцирования конъюгации у отдельных видов этой группы водорослей носят весьма противоречивый характер (Starr, 1954, 1955а, б; Biebel, 1958, 1964; Kies, 1964;

Lippert, 1969; Dubois-Tylski, Lacoste, 1970; Dubois-Tylski, 1971, 1972, 1973а, б; Dubois-Tylski et al., 1973; Tassigny, 1971; Coesel, Teixeira, 1974; Ueno, Sasaki, 1978).

На основании анализа и критического пересмотра имеющихся данных об индуцировании полового процесса у десмидиевых мы пришли к выводу, что здесь наиболее важными факторами являются свет и температура. На большую роль продолжительности и интенсивности освещения указывается в работах P. Biebel (1958, 1964) и L. Kies (1964), наиболее благоприятный интервал температуры, по мнению большинства авторов, лежит в пределах 20—25° С, существенным фактором является и состав среды, на которой выращиваются водоросли (Waris, 1953; Starr, 1954, 1955а, б,), а также благоприятное сочетание всех этих факторов.

Летом 1977 г. (июль—август) был собран материал по десмидиевым водорослям на биостанции «Миассово» Челябинской обл. В лаборатории альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР были выделены клональные культуры нескольких видов рода *Closterium* по методике, описанной Лукницкой и Мордвинцевой (1979). Культуры росли в пробирках с 8—10 мл жидкой питательной среды Вариса следующего состава (на 1 л среды): KNO_3 — 100 мг, KH_2PO_4 — 27 мг, $CaCl_2$ — 28 мг, $MgSO_4$ — 24 мг, 5 мл ЭДТА+$FeSO_4$. Раствор последнего компонента среды готовился так: 1.3 г трилона В растворяют в 250 мл дистиллированной воды и добавляют 1.25 г $FeSO_4 \cdot 7H_2O$. Микроэлементы добавлялись в виде следующих растворов: 0.01% $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$ — 1 мл, 0.01% $CuCl_2 \cdot 2H_2O$ — 1 мл, 0.01% $(MH_4)_6Mo_7O_{24} \cdot 4H_2O$ — 1 мл, 0.1 М H_3BO_3 — 1 мл и 0.01N $CoCl_2$ — 2 мл. Для получения pH 6.0 использовали 0.1N KOH. Водоросли росли в световой камере при температуре 18—20° С и освещенности 1500 лк. Для определения видовой принадлежности клонов кулвтуры были принесены в лабораторию и среди них были идентифицированы следующие виды: № 85-77-5 — *Closterium acerosum* (Schrank) Ehr., № 82-77-4 — *C. moniliferum* (Bory) Ehr., № 96-77-1 — *C. rostratum* Ehr. При повторном просмотре под бинокулярной лупой и в световом микроскопе у вышеуказанных трех штаммов были обнаружены незрелые зигоспоры. Наличие зигоспор среди особей одного клона свидетельствует о том, что выделенные штаммы *C. acerosum*, *C. moniliferum* и *C. rostratum* являются гомоталличными.

После этого, по сути говоря случайного успеха было решено попытаться вызвать конъюгацию у этих же клонов водорослей, но с помощью специальной методики для индуцирования полового процесса. Для этой цели мы остановились на общей методике, способствующей конъюгации у десмидиевых водорослей, предложенной R. Starr (1955б, 1959), и более узкоспециализированной методике, использованной Th. Dubois-Tylski (1972, 1973а, б) для некоторых представителей рода *Closterium*. По мнению последнего автора, только молодые культуры (но не моложе 15-дневных) чувствительны к стимулированию конъюгации с помощью света.

Первая часть опыта состояла в выращивании материала. Для этого клетки указанных видов засевали стерильно в чашки Петри на твердую среду Вариса и оставляли в световой камере в течение 12 ч в сутки при освещении 1300—1500 лк и постоянно поддерживаемой темнературе 19—20° С. Через 15 дней количество разделившихся клеток клостериума было вполне достаточным для изучения возможности индуцирования полового процесса. Это исследование было проведено в двух вариантах.

I вариант. В стерильную чашку Петри диаметром 100 мм с твердой средой Вариса наносили каплю этой же жидкой среды и в нее помещали клетки клостериума. Затем каплю с водорослями распределяли более или менее равномерно по всей поверхности агара. Чтобы агар быстро не подсыхал, чашку Петри заклеивали клейкой лентой. После этого чашка с водорослями стояла при освещении 2600 лк (для *C. moniliferum*) и 1 тыс. лк (для *C. rostratum*) в течение 18 ч в сутки при температуре 20±0.5° С.

II вариант. Стерильную чашку Петри диаметром не менее 100 мм заполняли на $^1/_3$ объема свежим раствором 5% $NaHCO_3$. В нее ставили маленькую чашку Петри диаметром 50—70 мм, внутри которой находилось часовое стекло с клетками водорослей в жидкой среде Вариса. Во избежание подсыхания большую чашку Петри заклеивали клейкой лентой. Освещенность во время опыта составляла 5 тыс. лк в течение 18 ч в сутки при температуре 22±0.5° С. Наблюдения проводили сначала ежедневно, затем через несколько дней. Ниже приводятся результаты этих экспериментов.

Опыты с *Closterium moniliferum*

I вариант. После пересева исходной 15-дневной культуры на агар первые 10 дней происходило усиленное вегетативное размножение клеток, в результате чего число их увеличилось настолько, что трудно стало различать отдельные клетки, поэтому с помощью стерильной петли колонии клеток были «размазаны» тонким слоем. Через 2 дня после этого наблюдали единичное образование зигот. Следует отметить, что этот штамм характеризуется образованием так называемых двойных зигот, т. е. в этом случае все содержимое каждой из двух конъюгирующих особей функционирует как две гаметы, которые затем сливаются между собой попарно и образуют две зиготы (см. рисунок, *1* — вклейка). На следующий день число зигот значительно увеличилось, и это возрастание отмечалось в течение нескольких последующих дней, но затем прекратилось. Таким образом, нам удалось вызвать половой процесс в искусственных условиях у молодой культуры *C. moniliferum* с помощью только светового фактора (2600 лк в течение 18 ч в сутки).

II вариант. Мы попытались у той же 15-дневной культуры клостериума вызвать конъюгацию с помощью обогащения среды углекислым газом и повышенной интенсивности света (5 тыс. лк) в течение 18 ч в сутки, так как по наблюдениям некоторых авторов половой ответ у водорослей может быть связан с фотосинтезом, т. е. здесь CO_2 рассматривается как возможный лимитирующий фактор (Starr, 1955б). В качестве питательной среды в этом опыте мы использовали жидкую среду Вариса. Просмотр материала в первые дни не выявил образования зигот. Но уже к концу первой недели опыта было отмечено массовое образование зигот, которое к концу второй недели составило более 50% от общего числа клеток (см. рисунок, *2*). В течение последующих дней увеличение числа зигот не наблюдалось, а образовавшиеся зиготы становились крупнее и приобретали желтовато-коричневую окраску. Таким образом, сочетание обогащения питательной среды углекислым газом с одновременным повышением интенсивности света до 5 тыс. лк в течение 18 ч в сутки оказалось весьма успешным для стимуляции полового процесса у *C. moniliferum*.

Опыты с *Closterium rostratum*

Индуцирование полового процесса у этого штамма было успешным только в случае второго варианта, т. е. при насыщении среды Вариса, в которой находились клетки, углекислым газом и освещении 5 тыс. лк в течение 18 ч в сутки. Единичное образование зигот здесь наблюдалось лишь к концу второй недели, через несколько дней их число составляло лишь около 15% от общего числа клеток и на этом процесс заканчивался (см. рисунок, *3*).

Обсуждение результатов

Важно отметить, что до сих пор в пределах СССР для *Closterium moniliferum* образование зигот не указывалось (Косинская, 1960), поэтому получение зигот у этого вида в лаборатории при контролируемых условиях является весьма интересным явлением, которое поможет пролить свет на те, пока еще не выясненные факторы, способствующие конъюгации клеток в природных условиях. Для другого вида — *Closterium rostratum* — наличие зигот в природном материале отмечалось только для Карельской АССР, Тюменской обл. и в сводке Ролла без указания местонахождения (Косинская, 1960). Однако следует подчеркнуть, что и для этого вида образование зигот в экспериментальных условиях отмечается для СССР впервые.

Хотя причины, вызывающие конъюгацию у клеток десмидиевых водорослей, пока еще не ясны, но данные наших предварительных опытов, а также исследования некоторых зарубежных ученых все же свидетельствуют о том, что, во-первых, этот процесс не является результатом неблагоприятных условий существования, а возникает скорее при благоприятном сочетании целого ряда факторов (освещенности, температуры, обогащения среды углекислым газом), и, во-вторых, что нельзя согласиться с мнением J. Sampaio (1952), что конъюгация и образование зигот происходят только в случае старения материнских оболочек. Наши эксперименты и данные Th. Dubois-Tylski (1972) несомненно говорят о том, что в предконъюгационное состояние с последующим слиянием гамет легче вступают молодые клетки в возрасте не более 15 дней.

ЛИТЕРАТУРА

Косинская Е. К. (1960). Десмидиевые водоросли. В кн.: Флора споровых растений СССР, 5. М.; Л. — Лукницкая А. Ф., Г. М. Мордвинцева. (1979). К методике выделения клональных культур десмидиевых водорослей (пор. *Desmidiales*). Бот. ж., 64, 8. — Biebel P. (1958). Conjugation in saccoderm Desmids. News Bul. Phycol. Soc. Amer., 2. — Biebel P. (1964). The sexual cycle of *Netrium digitus*. Amer. J. Bot., 51, 7. — Coesel P. F. M. (1974). Notes on sexual reproduction in Desmids. I. Zygospore formation in nature (with special reference to some unusual records of zygotes). Acta Bot. Neerl., 23, 4. — Coesel P. F. M., R. M. V. Teixeira. (1974). Notes on sexual reproduction in Desmids. II. Experiences with conjugation experiments in unialgal cultures. Acta Bot. Neerl., 23, 5—6. — Dubois-Tylski Th. (1971). Modification ultrastructurales au cours de l'induction sexuelle chez *Closterium moniliferum*. Comm. I Symp. Desmidiées. — Dubois-Tylski Th. (1972). Le cycle de *Closterium moniliferum* in vitro. Mém. Soc. Bot. France: 183—199. — Dubois-Tylski Th. (1973а). La conjugaison en culture in vitro chez *Closterium rostratum* Ehrbg. Bul. Soc. Bot. France, 120, 1—2. — Dubois-Tylski Th. (1973б). Aspects ultrastructuraux de l'induction sexuelle chez *Closterium moniliferum* (Bory) Ehrbg. (*Desmidiaceae*). Beih. Nova Hedvigia, 42. — Dubois-Tylski Th., B. Jacques, L. Lacoste. (1973). Action des radiations monochromatiques sur la multiplication vegetative et sexualisation du *Closterium moniliferum* (Bory) Ehrbg. C. R. Acad. Sci., 2767. — Dubois-Tylski Th., L. Lacoste. (1970). Action de la temperature et de l'eclairement sur la reproduction sexuee d'un *Closterium* du groupe *moniliferum*. C. R. Acad. Sci., 270, 2. — Kies L. (1964). Über die experimentelle Auslösung von Fortpflanzungsvörgangen und die Zygotenkeimung bei *Closterium acerosum* (Schrank) Ehrenbg. Arch. Protistenk., 107, 4. — Lippert B. E. (1969). The effect of carbon dioxide on conjugation in *Closterium*. XI Intern. Bot. Cong. Abstracts. Seatle. — Sampaio J. (1952). As modificações da membrana celular na multiplicação e na reprodução das Desmidias. Public. Inst. Bot. Dr. Gonçalo Sampaio Faculd. Cienc. Univers. Porto, ser. 2, 14. — Starr R. C. (1954). Inheritace of mating type and a lethal factor in *Cosmarium botrytis* var. *subtumidum* Wittr. Proc. Nat. Acad., 40. — Starr R. C. (1955а). Zygospore germination in *Cosmarium botrytis* var. *subtumidum*. Amer. J. Bot., 42, 7. — Starr R. C. (1955б). Isolation of sexual strains of placoderm Desmids. Bul. Torrey Bot. Club, 82, 4. — Starr R. C. (1959). Sexual reproduction in certain species of *Cosmarium*. Arch. Protistenk., 104, 1. — Tassigny M. (1971). La sexualité des Desmidiées. L'année biol., 10, 7—8. — Ueno T., K. Sasaki. (1978). Light dependency of the mating process in *Closterium acerosum*. Plant and cell Physiol., 19, 2. — Waris H. (1953). The significance for algae of chelating substances in the nutrient solutions. Physiol. plant., 6, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 31 X 1979.

УДК (576.3+582) : 582.734

Т. И. Заиконникова, В. В. Кипиани

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *SORBUS (ROSACEAE)* ФЛОРЫ СССР

T. I. ZAIKONNIKOVA, V. V. KIPIANI. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME SPECIES OF THE *SORBUS* (*ROSACEAE*) OF THE USSR FLORA|

Изложены результаты исследования хромосомных чисел у 18 видов рода *Sorbus*. Почти все виды исследованы впервые. У *S. graeca* установлено новое хромосомное число. Выявлено, что среди кавказских видов секции *Aria* имеются как тетраплоиды (2n=68), так и диплоиды (2n=34).

Род *Sorbus* L. цитологически исследован совершенно недостаточно, это относится к видам, растущим в нашей стране. Однако зарубежные, особенно европейские виды *Sorbus* изучены лучше. С помощью цитотаксономии были выявлены и уточнены родственные связи у британских видов *Sorbus* (Warburg, 1949). Интересные результаты дало сочетание цитологического и эмбриологического методов применительно к изучению скандинавских рябин (Liljefors, 1953, 1955). Обнаруженные закономерности дают ключ к пониманию особенностей поведения некоторых рябин, растущих в СССР. Из скандинавских полиплоидных рябин два вида встречаются в Эстонии — *S. rupicola* (Syme) Hedl. (2n=68) и *S. intermedia* (Ehrh.) Pers. (2n=68). Последний широко распространен и в культуре. Известны хромосомные числа также у некоторых других видов *Sorbus*, которые не являются редкостью для флоры СССР: *S. alnifolia* (Siebold et Zucc.) C. Koch, *S. aucuparia* L., *S. cretica* (Lindl.) Fritsch et Rech., *S. domestica* L., *S. torminalis* (L.) Crantz.

У перечисленных видов хромосомные числа одинаковы — 2n=34 («Хромосомные числа цветковых растений», 1969), однако все эти данные были получены на зарубежном материале; по отечественным сборам исследован только *S. sibirica* Hedl. (2n=34; Гладкова, 1967). У остальных видов *Sorbus*, растущих в СССР, хромосомные числа неизвестны. Между тем среди них имеется немало критических видов. Особенно богат ими Кавказ, который вообще представляет один из центров видообразования рода *Sorbus*. Некоторые из кавказских видов *Sorbus* нигде более не встречаются, хотя обнаруживают родственные связи с восточноазиатскими, либо с европейскими видами. Данные цитотаксономии не только дополняют характеристику вида, но порой вносят существенный вклад в познание критических таксонов.

В настоящей статье подведены предварительные итоги кариосистематического изучения некоторых видов *Sorbus*, растущих в СССР. Среди них имеются и эндемики, и более широко распространенные виды. Те и другие впервые исследованы нами за исключением *S. graeca* (Spach) Lodd. ex Schauer, хромосомное число которого было определено но венгерским сборам (Bakšay, 1956).

Материалом для исследования служили растущие кончики корней, взятые от сеянцев. Семена для посева были собраны в природе нами или другими ботаниками, реже они были получены из ботанических садов (отмечены звездочкой). В некоторых случаях корешки брали от молодых растений, пересаженных целиком или отводками также из мест естественного произрастания вида и выращенных нами затем в Ленинграде (отмечено двумя звездочками). К сожалению, попытки зафиксировать корешки в природе непосредственно от взрослых растений, как это делается при работе с травами, с древесными обычно не удаются. Лишь у трех видов фиксация корешков непосредственно на месте оказалась успешной (отмечено тремя звездочками).

Материал для исследования зафиксирован Т. И. Заиконниковой. Цитологическая часть выполнена П. Г. Жуковой при участии А. Д. Тихоновой. Числа хромосом подсчитывали на постоянных микротомных препаратах. Последние, а также гербарные образцы растений, семена с которых были использованы для данной работы, хранятся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН).

Ниже приводится список исследованных видов с указанием места и времени сбора, а также фамилии коллектора. Следует иметь в виду, что все даты относятся ко времени сбора образца в виде семян или живого, выкопанного для пересадки растения.

S. albovii Zinserl.

2n=68. Ставропольский край, верховья р. Большой Лабы, гора Закан, 2 X 1975, Т. И. Заиконникова, В. В. Кипиани.

2n=68. Краснодарский край, гора Ачишхо близ пос. Красная Поляна, 13—14 X 1978, №№ 39, 43а, 59, Т. И. Заиконникова.

2n=68. Там же, Кавказский заповедник, в районе урочища Пслух и горы Ачишхо, 9 IX 1971, она же.

S. amurensis Koehne.

2n=34. Приморский край, сентябрь 1970, Частухина.

S. armeniaca Hedl.

2n=68. Азербайджан, верховья р. Кусарчай, близ сел. Лаза, 25 VIII 1973, Т. И. Заиконникова.

S. buschiana Zinserl.

2n=68. Юго-Осетинская А. О., верховья р. Большой Лиахвы, стационар «Эрмани», сентябрь 1978, Л. Н. Кавришвили.

2n=68. Краснодарский край, гора Ачишхо близ пос. Красная Поляна, 13—14 X 1978, №№ 58, 64, Т. И. Заиконникова.

**2n=68. Абхазия, Гагрский хр., гора Ахаг, 26 VIII 1976, она же.

Этот вид довольно изменчив, особенно подвержены колебаниям размеры листовой пластинки, величина зубцов листового края, степень опушенности соцветия, окраска пыльников. Так, у растений из locus classicus (Эрмани) пыльники в молодых бутонах были розовыми, а в цветках — бледно-желтыми. В то же время у растений *S. buschiana*, встреченных нами на горе Ачишхо, ярко-розовая окраска пыльников была характерна не только для фазы бутонизации, но и цветения.

S. buschiana, как и *S. albovii*, встречается почти по всему Кавказу, нередко они растут вместе. Гибриды между ними не наблюдаются, возможно, что оба вида представлены апомиктами.

S. caucasica Zinserl.

*2n=68. Ставропольский край, Думпальский хр., 1949, Ю. И. Кос (семена репродукции Главного ботанического сада АН СССР).

S. colchica Zinserl.

2n=68. Ставропольский край, верховья р. Большой Лабы, гора Закан, 2 X 1975, Т. И. Заиконникова, В. В. Кипиани.

Вид встречается только в западной части Кавказа. На горе Закан растет вместе с *S. albovii* в остатках березняка среди зарослей *Rhododendron caucasicum* Pall. Последний, по-видимому, и спасает оба вида рябин от истребления скотом, стада которого пасутся по окрестным склонам.

S. fedorovii Zaikonn.

**2n=68. Азербайджан, верховья р. Кусарчай, близ сел. Лаза, 25 VIII 1973, Т. И. Заиконникова.

S. graeca (Spach) Lodd. ex Schauer.

**2n=68. Азербайджан, Нагорный Карабах, между горой Большой Кирс и сел. Дашалты, 16 IX 1975, она же.

2n=68. Там же, Лысогорский перевал, 21 IX 1975, № 75, она же.

Наши данные не совпадают с литературными. По исследованию венгерского цитолога (Bakšay, 1956), *S. cretica* является диплоидом (2n=34). В соответствии со взглядами монографа венгерских рябин З. Карпати, на определения которого ссылается венгерский цитолог, *S. cretica* должен быть идентичен *S. graeca* (Kárpáti, 1960; Warburg, Kárpáti, 1968). Однако можно предположить, что вместо *S. cretica* был исследован другой похожий на него вид, распространенный в Венгрии, — *S. aria* (L.) Crantz, у которого хромосомное число 2n=34.

S. hajastana Gabr.

**2n=68. Армения, вероятно, о. Севан. Образец в виде 2—3-летних сеянцев был получен от Э. Ц. Габриэлян.

S. kusnetzovii Zinserl.

2n=68. Армения, Хосровский заповедник, 30 IX 1979, Т. И. Заиконникова.

2n=68. Ставропольский край, верховья р. Большой Лабы, гора Закан, 30 IX 1979, Т. И. Заиконникова, В. В. Кипиани.

S. luristanica (Bornm.) Schönb.-Tem.

2n=68. Туркмения, Копетдаг, урочище Ельдере близ г. Кара-Кала, 1974, М. Л. Запрягаев.

S. migarica Zinserl.

***2n=68. Абхазия, на берегу оз. Рица, 10 IX 1972, Т. И. Заиконникова.

Встречается почти по всему Кавказу, но, по-видимому, только на известняках.

S. pseudolatifolia K. Pop.

**2n=68. Крым, в лесу близ г. Ялты, июнь 1972, Т. И. Заиконникова.

Автор вида К. П. Попов (1959) считает его гибридогенным по происхождению, в образовании которого принимали участие *S. torminalis* и *S. graeca* (при этом имеется в виду, очевидно, *S. stankovii* Juz.). Однако участие и *S. graeca*, и *S. stankovii* исключено, так как оба они уже являются тетраплоидами (2n=68). По-видимому, вторым родительским видом для *S. pseudolatifolia* мог быть *S. aria* (2n=34). Этот вид не найден на территории СССР в естественном состоянии. Те же самые виды, *S. torminalis* и *S. aria*, признаны родительскими для другого вида — *S. intermedia* (Liljefors, 1955). У него те же, что и у *S. pseudolatifolia*, лопастные листья и то же самое хромосомное число (2n=68). Но этот скандинавский вид к нам заходит только на территорию Эстонии.

S. roopiana Bordz.

2n=68. Армения, сев.-вост. побережье оз. Севан, ущелье Дары, 22 X 1976, Е. Е. Гогина.

S. sambucifolia (Cham. et Schlecht.) M. Roem.

**2n=34. Окрестности г. Магадана, 1971, М. И. Максимова.

S. schemachensis Zinserl.

**2n=68. Азербайджан, Исмаиллинский р-н, окрестности сел. Мюджи, 27 IX 1975, Т. И. Заиконникова.

S. stankovii Juz.

**2n=68. Крым, окрестности г. Ялты, в лесу, 17 VI 1971, она же.

**2n=68. Абхазия, на берегу оз. Рица, июнь 1977, она же.

2n=68. Азербайджан, Нагорный Карабах, между горой Большой Кирс и сел. Дашалты, 16 IX 1975, она же.

S. subfusca (Ledeb.) Boiss.

2n=34. Ставропольский край, Тебердинский заповедник, верховья р. Алибек, сентябрь 1978, Ф. М. Воробьева.

Морфологически этот вид наиболее близок к *S. albovii*. Хотя различия между ними, установленные по гербарным сборам, признаны недостаточными для сохранения видового ранга *S. albovii* (Габриэлян, 1978), новые факты, полученные нами в наблюдениях над живыми растениями, говорят об обратном. Они включают данные морфологии, фенологии, физиологии и цитологии. Так, растения *S. subfusca* оказались весьма чувствительными к дефициту воздушной влаги, в то время как растения *S. albovii* почти не страдают от повышенной сухости воздуха. Вероятно, это обстоятельство ограничивает распространение *S. subfusca* пределами Западного Кавказа, тогда как *S. albovii* найден во многих районах Кавказа.

Цитологические данные не только подтверждают необходимость разделения этих таксонов, но и свидетельствуют об их разновозрастности.

Большое морфологическое сходство между *S. subfusca* и *S. albovii* позволяет предполагать происхождение последнего от *S. subfusca* путем автополиплоидии. Теми же данными можно объяснить, почему при отсутствии географической изоляции не происходит взаимного поглощения этих видов.

S. tianschanica Rupr.

2n=34. Киргизия, долина р. Чемган, 2 X 1975, М. Л. Запрягаев.

S. turkestanica (Franch.) Hedl.

*2n=68. Таджикистан, долина р. Биджондере (приток р. Пяндж), близ сел. Нишуен, он же (семена репродукции Памирского ботанического сада, г. Хорог).

S. velutina (Albov) Schneid.

***2n=34. Абхазия, Гагрский хр., на берегу оз. Рица, 21 V 1977, № 18, Т. И. Заиконникова.

***2n=34. Там же, 23 V 1977, № 23, она же.

2n=68. Краснодарский край, гора Ачишхо близ пос. Красная Поляна, 13—14 X 1978, №№ 60, 63, она же.

Полиплоидная раса *S. velutina* отличается от диплоидной некоторыми морфологическими, географическими и экологическими особенностями. Она представлена сравнительно невысокими кустарниками, тогда как диплоидная при отсутствии рубок растет деревцем. У нее нет того разнообразия форм листа, которое отмечено нами у диплоидной расы (Заиконникова, 1975, 1979). В целом растения полиплоидной расы опушены слабее, чем диплоиды *S. velutina*, особенно это сказалось на характере опушения черешков и соцветия. Последние у полиплоидной расы более крупные, многоцветковые, не имеют во время цветения пирамидальной формы, да и сами цветки немного крупнее, чем у диплоида *S. velutina*.

Типичный *S. velutina*, представленный диплоидной расой, оказался очень чувствительным к низким зимним температурам. Так, он сильно пострадал в суровую зиму 1978—1979 гг. в Москве и Ленинграде, где другие виды рябин перезимовали без повреждений. Вероятно, поэтому он сохранился в основном в Абхазии, где растет на известняках. В Краснодарском крае он очень редок (только однажды встречен нами на хр. Аибга в виде поросли от старого пня срубленного дерева). По-видимому, *S. velutina* ранее занимал бо́льшие пространства, но теперь под воздействием ряда факторов, в том числе и антропогенного, его ареал сильно сократился. Типичный *S. velutina* можно с полным основанием отнести к исчезающим видам.

Полиплоидная раса широко представлена в Кавказском заповеднике на северном и южном склонах Главного Кавказского хребта. Обильна она и вне заповедника на прилегающих высокогорьях, где растет вперемежку с *S. albovii* и *S. buschiana*. В своем распространении она не связана с известняками.

Самостоятельность *S. velutina* иногда оспаривается на том основании, что если расположить все виды бывшего ряда *Subfuscae* Zinserl. в одну линию по степени увеличения их опушенности, то на одном конце этой линии будет находиться *S. subfusca*, на другом — *S. velutina*, а между ними — *S. albovii*, *S. buschiana*, *S. fedorovii*. Однако оказалось, что из всех перечисленных видов только два крайних, *S. subfusca* и *S. velutina*, имеют 2n=34, а промежуточные представлены полиплоидными расами (2n=68). Не исключено, что происхождение последних связано с одним из этих диплоидов, либо с двумя сразу.

Авторы выражают благодарность П. Г. Жуковой и А. Д. Тихоновой за проведение экспериментальной части цитологического исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Габриэлян Э. Ц. (1978). Рябины (*Sorbus* L.) Западной Азии и Гималаев. Изд. АН АрмССР, Ереван. — **Гладкова В. Н.** (1967). Цитологическое изучение спонтанного гибридогенного рода *Sorbocotoneaster* Pojark. Бот. ж., 52, 7. — **Заиконникова Т. И.** (1975). Критические заметки о некоторых кавказских видах рода

Sorbus L. Нов. сист. высш. раст., 12. — Заиконникова Т. И. (1979). *Sorbus velutina* (Albov) Schneid. (*Rosaceae*) — исчезающий вид рябины Кавказа. Бот. ж., 64, 9 — Попов К. П. (1959). Итоги критического изучения крымских видов рябины. Изв. Крым. пед. инст., 34. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова, Наука, Л. — Bakšay L. (1956). Cytotaxonomical studies on the flora of Hungary. Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung., ser. 2, 7 — Kárpáti Z. E. (1960). Die *Sorbus*-Arten Ungarns und der angrenzenden Gebiete. Feddes Repert., 62, 2—3. — Liljefors A. (1953). Studies on propagation, embryology and pollination in *Sorbus*. Acta Horti Berg., 16, 10. — Liljefors A. (1955). Cytological studies in *Sorbus*. Acta Horti Berg., 17, 4. — Warburg E. F. (1949). Cytology and critical groups. In: British flowering plants and modern systematic methods. London. — Warburg E. F., Z. E. Kárpáti. (1968). *Sorbus* L. In: Flora Europea, 2. Cambridge.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Кавказский государственный заповедник,
Майкоп.

Получено 30 I 1980.

УДК 005 : 576.16 (479.25)

А. А. Сагателян

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ ФЛОРЫ МЕГРИНСКОГО РАЙОНА АРМЕНИИ

A. A. SAGATHELJAN. NEW AND RARE SPECIES FOR THE FLORA OF MEGRI REGION OF ARMENIA

В 1978—1979 гг. автор исследовал флору Мегринского р-на Армянской ССР. Приводятся 15 новинок для флоры района, из которых три вида в Армении собраны впервые. Найден вид *Colutea komarovii* Takht., не собиравшийся со времени его первого обнаружения в 1929 г.

В течение двух полевых сезонов 1978—1979 гг. нами исследовалась флора сухих предгорий левобережья р. Аракс на участке протяженностью около 60 км в пределах Мегринского флористического района (который совпадает с административным). Для краткости будем называть его Мегри. От соседних районов этот участок отграничен южными отрогами субмеридионального Зангезурского (с запада) и Мегринского (с востока) хребтов. На юге граница Мегри совпадает с государственной границей СССР с Ираном. От Мегринского хребта (который тянется с северо-запада на юго-восток) на юг к р. Аракс спускается кулисообразная гряда более мелких хребтов. Они представляют собой низкие аридно-денудационные горы (350—750 м над ур. м.). Параллельно расположенные здесь ущелья и овраги чередуются с круто (до 60°) поднимающимися над Араксинским ущельем зазубренными скалистыми гребнями и конусовидными останцами. В геологическом строении района принимают участие различные вулканогенные, осадочные и метаморфические породы, в разной степени дислоцированные массивами интрузий. Аридный умеренно-континентальный климат характеризуется мягкой короткой зимой со средней температурой января от —1 до +1° С и очень жарким сухим летом (абсолютный максимум 35—40° С). Годовое количество осадков — не более 300 мм.

В условиях чрезвычайной динамичности рельефа и крайней сухости климата флора представлена самыми разнообразными и весьма совершенными типами ксерофитов. Ядро флоры Мегри, как и всей Атропатенской флористической подпровинции, к которой он относится, составляют иранские элементы. Атропатенская подпровинция считается одним из наиболее активных очагов видообразования во всей Передней Азии (Тахтаджян, 1978).

Флора и растительность этого интересного района не могут считаться хорошо изученными, хотя сведения по ним имеются в работах А. А. Гроссгейма (1926, 1928); А. Л. Тахтаджяна (1937, 1946); П. Д. Ярошенко (1941); А. К. Магакяна (1941); А. В. Ивановой (1946, 1950); в меньшей степени — А. А. Ломакина (1879) и Б. Б. Гриневецкого (1904).

Ниже приводятся новинки преимущественно из нижнего горного пояса Мегри.

Campanula erinus L. 1753, Sp. Pl.: 240.

Новый вид для флоры Армянской ССР, очень редкий в СССР. Впервые был обнаружен Ю. Н. Вороновым в 1911 г. в Карягинском р-не Азербайджанской ССР. В 1937 г. А. А. Гроссгейм нашел его недалеко от первого местонахождения близ с. Пирчеван. Впоследствии на территории СССР не собирался. Нами был найден на гранодиоритах низкогорий (с. Алдара, фригана, 24 V 1979, А. Сагателян). Вид распространен преимущественно в Средиземноморской области (Средиземноморье, Канарские острова, о. Мадейра, Балканский п-ов, Малая Азия, Иран). Представляет собой совершенно однородную расу на всем пространстве своего ареала (Федоров, 1957).

Cheilanthes pteridioides (Reichard) C. Chr. 1906, Index Fil.: 178.

Новый вид для флоры Армянской ССР. Средиземноморский элемент с иррадиациями на восток до Западных Гималаев. Для Кавказа приводился А. А. Гроссгеймом (1939) для двух пунктов в Дагестанской АССР. Другие местонахождения на Кавказе не были известны. Нами собран на скалах нижнего горного пояса (с. Нювади, 19 V 1979, А. Сагателян; выше с. Шванидзор, 12 VI 1979, Р. В. Камелин и А. Сагателян). Обитает в трещинах затененных известковых скал вместе с *Asplenium trichomanes* L., *Polypodium vulgare* L., видами рода *Sedum* L. и др.

Urospermum picroides (L.) Desf. 1820, Catal. Pl. Hort. Paris.: 90.

Для флоры Армянской ССР ранее не приводился. Средиземноморский элемент. Единственный в СССР представитель олиготипного рода, произрастающий в Восточном Закавказье. Род насчитывает всего 4 вида, из которых 3 приурочены к Средиземноморью, а один — к Южной Африке. Впервые в исследуемом районе был собран в 1967 г. Я. И. Мулкиджаняном в окрестностях сел Нювади и Шванидзор. Нами найден между Мегри и с. Алдара (26 V 1979, Р. В. Камелин и А. Сагателян).

Colutea komarovii Takht. 1940, Not. Syst. Geogr. Thbiliss. 9 : 22.

Эндемик Южного Закавказья. Чрезвычайно редкое и узколокальное растение. Вид описан А. Л. Тахтаджяном в 1940 г. по сборам А. Б. Шелковникова и Е. Кара-Мурзы (гора Сагал близ г. Ордубада, 24 VI 1929). Впоследствии никем не собирался и поэтому был включен в «Красную книгу» (1975). Нами был найден недалеко от классического местонахождения на стыке Мегринского р-на и Нахичеванской АССР (с. Кетам, 9 VI 1979, собр. А. Сагателян, опр. Р. В. Камелин). Здесь пузырник Комарова обитает на верхнемеловых туфопесчаниках и известняках в группировке пестроцветов вместе с *Acantholimon fedorovii* Tamamsch. et Mirzoeva, *A. karelinii* (Stschegl.) Bunge, *Onosma gracile* Trautv., *Reseda globulosa* Fisch. et C. A. Mey., *R. microcarpa* Muell. Arg., *Rubia kotschyi* Boiss. (=*R. rigidifolia* Pojark.), *Stachys inflata* Benth.

C. komarovii относится к обособленной и высокоспециализированной секции *Armata* Browicz. Помимо найденного нами пузырника Комарова, в нее входят еще два вида: *C. uniflora* G. Beck — эндемик Северного Ирана (провинции Гилян) и *C. armata* Hemsl. et Lace — эндемик Пакистана, известный только из трех пунктов в Белуджистане. *C. komarovii* обнаруживает ближайшее родство с *C. armata*, от которого отличается главным образом неопушенными плодами и более высоким ростом. Представители секции *Armata* характеризуются наибольшей ксероморфностью признаков. Входящий в нее *C. uniflora* несколько более мезофилен и поэтому считается видом, объединяющим секции *Armata* и *Rostrata* Browicz. Ареал секции *Armata* дизъюнктивен, состоит из трех частей. Ареалы каждого из входящих в нее видов значительно удалены друг от друга. *C. komarovii* произрастает на расстоянии 400 км от *C. uniflora* (Западный Эльбурс); *C. uniflora* — на расстоянии 1800 км от *C. armata* (Западный Пакистан). Это свидетельствует о том, что у видов секции *Armata* ксероморфогенез под воздействием сходных условий среды шел параллельно в одном и том же направлении в разных районах. Эволюция рода *Colutea* L. в целом также шла по линии ксерофитизации (Browicz, 1963). Единственным мезофитным признаком у *C. komarovii* является гладкий плод. К сожалению, этот вид и в первый раз нами был собран в период плодоношения. В цветущем состоянии не известен, поэтому размеры цветков и важные признаки лодочки (с носиком или без носика) мы не можем указать. Дальнейшие сборы представили бы ценный материал для более детального исследования и выяснения филогенетических связей и истории этого весьма интересного и мало изученного в систематическом отношении вида.

Aethionema trinervium (DC.) Boiss. 1867, Fl. Or., 1: 342.

Новинка флоры Мегри. Североанатолийско-иранский элемент. В Армянской ССР известен из г. Сисиан. Нами был собран на сухом задерненном склоне в бассейне р. Астазур (между селами Шванидзор и Гюмаранц, 31 V 1979, А. Сагателян).

Astragalus tribuloides Delile, 1813, Fl. Aegypt. Illustr.: 70.

Во «Флоре Армении» (т. 4, 1963) для Мегринского флористического района не указан. Ирано-туранский элемент. На Кавказе ареал вида охватывает Восточное и Южное Закавказье. Нами был собран в низкогорьях (с. Нювади, 15 V 1979, Э. Ц. Габриэлян; с. Агарак, 20 VI 1979, собр. А. Сагателян, опр. Р. В. Камелин). Из близких ему видов в исследуемом районе встречаются *A. asterias* Stev. ex Ledeb. (=*A. cruciatus* auct. non Link) и *A. ammophilus* Kar. et Kir. Все три вида характерны для фриганоидных группировок по левому борту ущелья р. Аракс.

Cousinia macroptera C. A. Mey. 1838, in DC. Prodr. 6 : 555.

Новинка флоры Мегри. Малоазийско-иранский элемент. На Кавказе произрастает в Южном Закавказье. На юге Мегри довольно обычен во фригане на сухих каменистых склонах (между с. Нювади и ст. Астазур, 19 V 1979, А. Сагателян; с. Шванидзор, 28 V 1979, А. Сагателян).

Neogaillonia szovitsii (DC.) Lincz. 1973, Нов. сист. высш. раст. 10 : 225 (*Gaillonia szovitsii* DC.).

Новинка флоры Мегри. Армянсио-курдистанский элемент. В СССР произрастает только в самой южной части ущелья р. Аракс. Классическое местонахождение — близ г. Нахичевань. Нами был собран на скалистом склоне (с. Шванидзор, 26 VI 1979 и с. Килит, 4 VI 1979, А. Сагателян).

Galium decaisnei Boiss. 1846, Diagn. Pl. Or., ser. 1, 6 : 69.

Новинка флоры Мегри. Ирано-туранский элемент. На Кавказе приурочен только к Южному Закавказью. Замещающим видом в Средиземноморье является *G. setaceum* Lamb., который восточным крылом своего ареала заходит в Малую Азию. В исследуемом районе мы неоднократно видели подмаренник Декена под известковыми скалами и на песчаниках левобережья р. Аракс (между селами Шванидзор и Алдара, 10 VI 1979, Р. В. Камелин и А. Сагателян).

Medicago hemicycla Grossh., 1925, Зап. Науч.-прикл. отд. Тифл. бот. сада, 4 : 147.

Новый вид флоры Мегри — мезофильный горный вид. Широко распространен в Центральном Закавказье. Ценное кормовое растение. Ранее определялся то как *M. sativa* L. × *M. falcata* L., то как *M.* × *varia* T. Martyn. А. А. Гроссгейм, однако, считал его самостоятельным видом. К этому мнению присоединился и Н. А. Троицкий (1926). И. Т. Васильченко (1949) также отмечает, что достаточных оснований для рассмотрения *M. hemicycla* в качестве гибрида (*M. sativa* × *M. falcata*) не имеется.

P. Davis (1969) придерживается противоположного мнения. Однако во всем Закавказье отсутствует один из его возможных «родителей» — *M. falcata.* Нами был собран в ущелье р. Астазур (урочище Эхнакидзор, 12 VI 1979, Р. В. Камелин и А. Сагателян).

Ophrys caucasica Woronow ex Grossh. 1928, Фл. Кавк. 1 : 261.

Эндемик Западного, Восточного Закавказья и Дагестанской АССР. Очень редкая изящная орхидея, включенная в «Красную книгу» (1975). В пределах Мегринского флористического района в первый раз была собрана в 1972 г. З. Т. Артюшенко у с. Верхний Варданидзор. Нами найдена у верхней границы леса из дуба грузинского по восточному борту ущелья р. Мегри (урочище Тей, 6 VI 1978, А. Сагателян), а также близ места первого сбора (летняя кочевка с. Варданидзор, 16 V 1978, А. Сагателян).

Sedum album L. 1753, Sp. Pl.: 432.

Новый вид для флоры Мегри. В Армянской ССР обитает преимущественно в Зангезуре; известен также из Нахичеванской АССР. Закавказье является восточным пределом ареала этого весьма полиморфного европейско-средиземноморского вида. Был собран нами на предгорных скалах между селами Шванидзор и Алдара, 10 V 1979, А. Сагателян, а также между селами Агарак и Килит, 19 VI 1979, А. Сагателян.

Silene conoidea L. 1753, Sp. Pl.: 418.

Для Мегри во «Флоре Армении» (т. 2, 1956) не приводится. Вид с обширным (частью вторичным) ареалом, первично, вероятно, средиземноморско-ирано-туранский. В исследуемом районе нередко попадается в низкогорьях на каменистых склонах, у дорог (выше с. Шванидзор, 11 VI 1979, Р. В. Камелин и А. Сагателян).

Silene subconica Friv. 1835, Flora (Regensb.), 18 : 334.

Новинка флоры Мегри. Вид, близкий к предыдущему. Средиземноморско-ирано-туранский элемент. В Армянской ССР известен из многих районов. Собран нами на сиенитах в шибляке (с. Аладара, 4 V 1979, А. Сагателян).

Trigonella astroites Fisch. et C. A. Mey. 1835, Index Sem. Hort. Petropol. 1 : 40.

Новый вид для флоры Мегри. В Армянской ССР впервые был найден Э. Ц. Габриэлян на горе Малый Илан-даг в 1959 г. Ирано-туранский элемент. В исследуемом районе встречается на порфиритах низкогорий (с. Нювади, 15 V 1979, собр. и опр. Э. Ц. Габриэлян и А. Сагателян). Из двадцати обитающих на Кавказе видов рода *Trigonella* L. в Мегри произрастают 15. Все 20 видов — однолетники из разных секций. *T. astroites* относится к ряду *Astroites* Širj. обширной секции *Bucerates* (Boiss.) Širj. Ряд представлен двумя встречающимися в Малой Азии видами, из них *T. astroites* произрастает в низкогорном поясе не только Малой Азии, но и прилегающих к ней с востока, севера и юга стран. Второй вид — *T. halophila* Boiss. — киликийский эндемик, свойственный приморским пескам. В основном восточно-средиземноморская секция *Bucerates* хорошо иллюстрирует последовательную градацию в редукции соцветия. Ряд *Astroites* характеризуется многоцветковым соцветием на длинном цветоносе; крайней редукцией (до одного) цветков и цветоносов отличаются виды ряда *Sessiles* Širj. (Васильченко, 1953). Из 9 видов последнего ряда в Мегри обитают *T. arcuata* C. A. Mey., *T. monantha* C. A. Mey., *T. orthoceras* Kar. et Kir.

Valerianella sclerocarpa Fisch. et C. A. Mey., 1835, Index Sem. Hort. Petropol. 2 : 53.

Новинка флоры Мегри. Ирано-туранский элемент. Был собран во фригане на амфиболитах ущелья р. Аракс (между селами Шванидзор и Нювади, 19 V и 15 VI 1979, А. Сагателян).

Гербарные образцы новинок хранятся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (LE).

Автор выражает признательность Р. В. Камелину за помощь в подготовке этой публикации.

ЛИТЕРАТУРА

Васильченко И. Т. (1949). Люцерна — лучшее кормовое растение. Тр. Бот. инст. АН СССР, 1, 8. — Васильченко И. Т. (1953). Обзор видов рода *Trigonella* L. Тр. Бот. инст. АН СССР, 1, 10. — Гриневецкий Б. Б. (1904). Предварительный отчет о путешествии по Армении и Карабаху. СПб. — Гроссгейм А. А. (1926). Материалы для характеристики растительных формаций Северо-Западной Персии. Дневн. Всес. съезда бот., 10. — Гроссгейм А. А. (1928). Краткий очерк растительного покрова ССР Армении. Тифлис—Эривань. — Гроссгейм А. А. (1939). Флора Кавказа, 1. — Гукасян Р. Х. (1960). Об абсолютном возрасте и закономерностях формирования сложного Мегринского плутона. Ереван. — Иванова А. В. (1946). Можжевеловые редколесья южной Армении. Тр. Бот. инст. АН АрмССР, 4. — Иванова А. В. (1950). О лиственных ксерофильных редколесьях Армении. Тр. Бот. инст. АН АрмССР, 8. — Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. (1975). Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л. — Ломакин А. А. (1879). Материалы для флоры Карабаха. Тр. Тифл. бот. сада, 3. — Магакян А. К. (1941). Растительность Армянской ССР. М.; Л. — Тахтаджян А. Л. (1937). Ксерофильная растительность скелетных гор Армении. Тр. Арм. ФАН СССР, 2. — Тахтаджян А. Л. (1946). К истории развития растительности Армении. Тр. Бот. инст. АН АрмССР, 4. — Тахтаджян А. Л. (1978). Флористические области Земли. Л. — Тахтаджян А. Л., Ан. А. Федоров. (1972). Флора Еревана. Л. — Троицкий Н. А. (1926). О некоторых дикорастущих кавказских люцернах. Изв. Тифл. Гос. Политехн. инст., 11. — Федоров Ан. А. (1957). Род *Campanula*. В кн.: Флора СССР, 24. — Ярошенко П. Д. (1941). Субтропический Мегри. Тр. Арм. ФАН СССР, 3. Ереван. — Browicz K. (1963). The genus *Colutea* L. Monographiae botanicae, XIV, Warszawa.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 X 1979.

УДК 634.12 (470.57)

Г. К. Байков, Е. В. Кучеров

ДИКОРАСТУЩАЯ ЯБЛОНЯ В БАШКИРИИ

G. K. BAJCOV, E. V. KUCHEROV. WILD APPLE-TREE IN BASCHKIRIA

Приводится описание местонахождений дикорастущей яблони *Malus sylvestris* в Башкирии. С целью ее охраны предлагается организовать заказники.

В настоящее время основные естественные ресурсы яблони лесной *Malus sylvestris* Mill. сосредоточены в средней полосе европейской части СССР.

Ареал дикорастущей яблони в основном известен, но вопрос о ее восточной границе остается спорным. Большинство специалистов считают восточной границей ареала правый берег Волги, где в районе Самарской Луки под Куйбышевым сосредоточены большие массивы яблони лесной. По данным Ф. З. Уварова (1949), там выявлено более 30 тыс. деревьев.

На территории нынешней Башкирской АССР еще П. С. Паллас (1773), путешествовавший по Предуралью, наблюдал цветение яблони в садах около г. Уфы. Поскольку коренное население Башкирии не занималось в то время плодоводством, как и вообще земледелием, а первые переселенцы из Средней России вряд ли могли привести с собой плодовые деревья, можно предполагать, что это были дикорастущие яблони, пересаженные в сады из окрестных лесов. Возможно, в это время в Башкирии впервые начинали окультуривать дикорастущие плодовые растения.

Распространение зарослей дикорастущей яблони в лесостепи Общего Сырта, захватывающего северной частью юго-западные и южные районы современной территории Башкирской АССР, в первой половине XIX в. отмечено Э. А. Эверсманом (1840). Спустя более полувека местный ботаник А. К. Носков (1913), изучавший растительность окрестностей г. Бирска, писал, что яблоня *Pyrus malus* L. вместе с лещиной, черемухой, калиной и рябиной составляют основной подлесок лиственных лесов старопетровской лесной дачи. На произрастание этой яблони в южной части Башкирии указывал Е. Г. Бобров (1927). Ю. Н. Воронов (1931), перечисляя местонахождения дикорастущей яблони, называл Уфу, Бирск, Стерлитамак. В. Н. Сукачев (1938), говоря о распространении дикорастущей яблони на востоке европейской части СССР, ее восточной границей считал линию, соединяющую города Стерлитамак, Белебей, Уфу и Бирск. В «Определителе растений Башкирской АССР» (1966) указывается на редкое распространение вида около г. Уфы, а также в Бакалинском и Благовещенском районах республики.

Приведенные сведения можно пополнить данными, полученными нами в период изучения распространения дикорастущих плодово-ягодных растений на территории Башкирии. В 1948 г. в Белебеевском р-не колхозный садовод И. К. Гончаров показывал у себя на приусадебном участке две старовозрастные плодоносящие яблони, пересаженные из окрестных лесов. И. Б. Гуфранова (младший научный сотрудник лаборатории растительных ресурсов Института биологии Башкирского филиала АН СССР) сообщила нам о массовой встречаемости дикорастущей яблони в юго-восточной части Янаульского р-на в лесу по склону горы. Местные жители из-за наличия в лесу яблони гору назвали Алма-тау (Яблоневая гора).

Несмотря на многочисленные опубликованные и устные сведения о наличии дикорастущей яблони во флоре Башкирии, где, по-видимому, проходит северо-восточная граница ареала *M. sylvestris*, некоторые исследователи (Федорако, 1967) считают, что существование собственно дикорастущей яблони ни для одной точки территории Башкирии не доказано.

В Благовещенском, Иглинском, Гафурийском и других районах во время экспедиций мы неоднократно в лесах встречали единичные экземпляры молодых (2—5 лет) деревцев яблони, выросших из семян, возможно случайно занесенных птицами, животными или человеком. В лесах Башкирии и в настоящее время можно обнаружить старовозрастные яблони, свидетельствующие о когда-то более широком ее распространении.

Одним из таких примеров может служить наличие старовозрастных плодоносящих деревьев яблони в окрестных лесах около хутора Шигрыш (Кугарчинский р-н). В с. Богдашкино того же района нам показали несколько молодых плодоносящих яблонь высотой 2—2.3 м, пересаженных из леса, и указали местопроизрастание старых яблонь в лесу. Как было установлено нами (28 VII 1967), одна из старых яблонь растет на опушке леса под пологом высокорослых деревьев, а другая — чуть выше по склону на лесной поляне.

Первая яблоня характеризуется следующими признаками: высота — 3.5 м; имеет форму куста с хаотическим переплетением ветвей и побегов темно-коричневого цвета, несущих массу колючек; листья некрупные, чаще эллиптические или слегка яйцевидные, с короткими, чуть косыми остроконечиями, почти без опушения, по краю пильчато-зубчатые, сверху темно-зеленые, несколько лоснящиеся, снизу светло-зеленые, матовые. Длина черешка листа 1—1.5 см, он раза в 4 короче листовой пластинки.

Яблоня, растущая на лесной поляне, значительно выше — 6—7 м, также имеет кустовидную форму (11 стволов, диаметр каждого из них на уровне груди — 25 см). Крона яблони метлообразная, ближе к шаровидной, ее диаметр 7 м. Кора ствола серая; цвет молодых побегов серо-коричневый, с редкими чечевичками; побеги слегка опушенные. Листья широкояйцевидные, длиной 3—5, шириной 3—3.5 см, с короткими остроконечиями, с верхней стороны с редким опушением; длина черешков около 2 см. Возраст этого экземпляра яблони более 50 лет. По сообщениям местных жителей, эта яблоня плодоносит ежегодно, ее яблоки округлые, диаметром более 3 см. Гербарные образцы этих яблонь были направлены нами в Ботанический институт имени В. Л. Комарова АН СССР (БИН).

Зима 1966—1967 гг. в этом районе была особенно морозная: горные речки, обычно не замерзающие, замерзли до дна (при скалывании льда в них находили вмерзших рыб). Видимо, это сказалось и на яблонях. Они не плодоносили, хотя при контрольных срезах одно-двухлетних побегов следов подмерзания мы не выявили. В 1973 г. при посещении этого участка леса были обнаружены еще две яблони, растущие примерно в таких же условиях, как и вышеописанные. Одна из этих яблонь росла на открытом участке вдоль дороги. Высота яблони 4 м, высота штамба до места развилки 62.4 см, толщина ее ствола под развилкой 20.8, толщина на уровне груди — 11.5 см. Листья, их конфигурация и размеры такие же, как и описанные выше для первой яблони. Выявленные нами в Кугарчинском р-не яблони со всей очевидностью позволяют утверждать, что они не являются для местной дендрофлоры случайно занесенными. Именно на нахождение дикорастущей яблони в этом районе (возможно, даже в этом лесу) указывал Е. Г. Бобров (1927). Таким образом, дикорастущая яблоня в Башкирском Предуралье была довольно распространенным видом.

Мы считаем, что произрастающие в Башкирии и граничащих с ней Оренбургской и Челябинской областях дикорастущие яблони представляют интерес для селекционеров. Климат этих мест довольно суров. Поэтому перед селекционерами Южно-Уральского региона стоит серьезная задача по выведению зимостойких и морозоустойчивых сортов яблони. Старовозрастные деревья, неоднократно пережившие в разные годы довольно суровые зимы, после которых плодовые деревья в насаждениях приходилось выкорчевывать и закладывать сады повторно, являются исключительно ценным исходным материалом.

Итак, можно считать установленным, что дикорастущая яблоня в Башкирии когда-то имела более широьое распространение. Исчезиовению ее из лесной флоры республики в основном способствовал человек, пересаживая ее в свои сады.

К настоящему времени единичные экземпляры дикорастущей яблони в Башкирии сохранилисв лишь в лесах Кугарчинского р-на, но и здесь им грозит полнейшее исчезновение. Необходимо срочно принять меры к их инвентаризации и охране путем организации заказников.

ЛИТЕРАТУРА

Бобров Е. Г. (1927). О растительности западной части Стерлитамакского кантона. Сб. геогр.-эконом. инст. Л. — Воронов Ю. Н. (1931). Подсемейство *Pomoideae*. В кн.: Флора Юго-Востока европейской части СССР, 5. М.; Л. — Носков А. К. (1913). Бирск и его окрестности. Русск. бот. ж. СПб. — Определитель растений Башкирской АССР. (1966). Наука, М.; Л. — Паллас П. С. (1773). Путешествие по разным провинциям Российской империи, 2, 1. СПб. — Сукачев В. Н. (1938). Дендрология с основами лесной геоботаники. М. — Уваров Ф. З. (1949). Плодово-ягодные деревья и кустарники для полезащитных насаждений Куйбышевской области. Сад и огород, 8. — Федорако Б. И. (1967). Интродукция и акклиматизация древесных пород в лесостепных районах Западного Предуралья. Тр. Инст. экологии растений и животных, 54. Свердловск. — Эверсман Э. А. (1840). Естественная история Оренбургсного края, 1.

Павловская опытная станция
ВНИИ растениеводства,
Ленинград,
Институт биологии
Башкирского филиала АН СССР,
Уфа.

Получено 20 VIII 1979.

УДК 581.524/526 : 35 : 553.046/572

М. А. Илометс

СВЯЗЬ МЕЖДУ СКОРОСТЬЮ АККУМУЛЯЦИИ ТОРФА И ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКТИВНОСТЬЮ БОЛОТА В ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЭСТОНИИ

M. A. ILOMETS. ON THE CONNECTIONS BETWEEN THE ACCUMULATION SPEED OF PEAT AND THE PRIMARY BOG PRODUCTIVITY IN THE SOUTH-WESTERN ESTONIA

Линейный и весовой приросты (или скорость аккумуляции) верхового торфа высчитывались на основе конвенциональных C^{14} возрастов и после их дендрохронологических корреляций. Высчитывались соотношения между первичной продуктивностью растительного покрова и скоростью аккумуляции торфа, результаты сравнивались с литературными данными.

Круговороту веществ болотных экосистем, особенно верховых, присуща своеобразная черта — большие количества связанной солнечной энергии в виде торфа выходят из круговорота и аккумулируются. Уже более 100 лет болотоведы занимаются изучением скорости прироста торфа, и этому вопросу посвящено немалое число исследований. Но пока почти не изучен вопрос об отношении продуктивности растительного покрова болота к скорости аккумуляции торфа, т. е. «коэффициент полезного действия» (КПД) торфообразования. Также очень мало мы знаем о количественной стороне динамики расходов растительного материала во время протенания торфообразовательных процессов.

Первыми исследователями, изучавшими процессы аккумуляции торфа на верховых болотах, были А. Д. Дубах (1925, 1927) и Д. А. Бегак (1927, 1928). В пятидесятые годы G. Leisman (1953, 1957) определил прирост торфа по сосне, а в 1965 г. R. Clymo опубликовал результаты исследования о расходах первичной продукции сфагнума на образование торфа. Наиболее детальная работа, посвященная выяснению отношения между продуктивностью растительного покрова и скоростью аккумуляции торфа, принадлежит канадским исследователям R. Reader и J. Stewart (1972). A. Gore и J. Olson (1967) попытались вывести формулу для вычисления скорости аккумуляции торфа. Большое внимание обращается и на изучение скорости и механизма разложения растительного органического вещества на болоте (Загуральская, 1967, 1974; Rosswall, 1974; Rosswall et al., 1975; Berg et al., 1975; Козловская, 1976; Козловская и др., 1978, и др.).

Методика исследования

При определении линейного прироста торфа использовались радиоуглеродные датировки, выполненные Э. Ильвесом (Сарв, Ильвес, 1976) в лаборатории геобиохимии Института зоологии и ботаники АН ЭССР. Объемный вес верхового торфа определяли в зависимости от его степени разложения, глубины залегания и ботанического состава. Образцы высушивались при температуре 105—110° С до постоянного веса.

Скорость аккумуляции торфа

В последние годы проводится большая работа по коррелированию возрастных данных, полученных радиоуглеродным методом, с дендрохронологическими возрастными данными. Найдено, что количество C^{14} в атмосфере непостоянно во времени. Причинами колебания количества C^{14} в атмосферном CO_2 являются 1) изменения скорости продуцирования C^{14} из-за изменения интенсивности геомагнитного поля, а также из-за модуляций потока космической радиации ввиду колебания солнечной активности и 2) изменения в геохимических резервах (источниках) радиоактивного углерода и в скоростях углеродного переиоса с этих резервов (Suess, 1970б). H. Suess (1970a) графически изобразил связь между радиоуглеродным и дендрохронологическим возрастами.

Принцип дендрохронологической корреляции конвенциональных (обусловленных) C^{14} возрастов выражается в следующем. Из образца дерева отделяется прирост одного года, т. е. одно годичное кольцо с известным возрастом (возраст считается по кольцам), и определяется его возраст по методике радиоактивного углерода. Повторяется данная процедура со мнегими разновозрастными годичными кольцами и в результате находится ряд C^{14} возрастов. Графически изображается связь между радиоуглеродными и дендрохронологическими возрастами. Из этого графика можно найти любой «действительный» возраст данной пробы торфа, радиоуглеродный возраст которого определен. Полученнан величина и наэывается дендрохронологической корреляцией индивидуального C^{14} возраста. Конвенциональными называются радиоактивные возрасты проб, начальной точкой отсчета которых условно взят 1950 г., а возрасты проб выражаются в годах радиоактивного углерода, вычисляемых на основе времени полураспада радиоактивного углерода 5570±30 лет. Кроме этого, существуют и исправленные C^{14} возрасты, которые вычисляются на основе времени полураспада радиоактивного углерода 5730±30 лет.

Логично предполагать, что дендрохронологические возрасты являются точнее радиоуглеродных датировок. В нашей работе использованы возрастные данные, полученные обоими способами.

Первым исследователем-палннологом, изучавшим развитие болотной системы Нигула, была Р. Пиррус (1963).

По палинологическим данным (Сарв, Ильвес, 1976) отложение торфа на данном массиве началось во второй половине бореального периода (Bo_2) и анцилового стадиала. Это был осоково-сфагновый низинный торф со степенью разложения 25% . Далее откладывался пушицево-осоковый низинный торф. В середине атлантического периода (At_1/At_2) во время кульминации пыльцы вяза (*Ulmus*) в конце трансгрессивной фазы Литоринового моря (L_{IIa}) нушицево-осоковое низинное болото перешло через очень кратковременную нереходную стадию в верховое и началось накопление пушицево-сфагнового торфа ($R < 40\%$), что продолжалось до верхнего максимума пыльцы ели в середине субатлантического периода. С этого времени началось отложение фускум-торфа, которое в середине зоны сосны и березы SA_3 (Каяк и др., 1976) сменилось накоплением сосново-сфагнового и в самое последнее время — пушицево-сфагнового торфа.

Сравнивая найденные по дендрохронологической корреляции величины прироста с радиоуглеродными, видим, что в первом случае вспышки прироста не так высоки, как это имеет место во втором случае. Например, по данным C^{14}, линейный прирост одного слоя залежи равен 2.1 мм/год, но после дендрохронологической поправки — только 1.2, или 2.9 и 1.8 мм/год (табл. 1). Общий ход изменений линейного прироста в обоих случаях одинаков, изменяется лишь амплитуда прироста (табл. 1).

По конвенциональным C^{14} данным средние значения линейного прироста торфа колеблются от 0.4 до 3.1 мм/год, после дендрохронологической корреляции — от 0.3 до 2.2 мм/год.

С глубины от 570—580 (с этой глубины мы имеем параллельные возрастные данные) до 390—400 см линейный прирост невысокий (в среднем 0.5 мм в год). После нижнего максимума пыльцы ели (с глубины залегания 390—400 см) в конце суббореального и в начале субатлантического периодов, когда уровень грунтовых вод начал повышаться (Валк, 1971), прирост стал примерно н 1.5 раза выше, чем в предыдущем периоде. С новым повышением количества пыльцы ели, когда уровень

ТАБЛИЦА 1

Линейный и весовой приросты торфа на западном массиве болотной системы Нигула (в скобках средние величины)

Глубина, см	Конвенциональный C^{14} возраст	Дендрохронологическая корреляция	Зона	Линейный прирост (мм/год) на основе		Весовой прирост (г/дм² в год) на основе		Вид торфа	Степень разложения, %
				конвенциональных C^{14} возрастов	дендрохронологической корреляции	конвенциональных C^{14} возрастов	дендрохронологической корреляции		
50—60	580±60 (TA-654)	570±60	SA_3	0.9—1.1 (1.0)	0.9—1.1 (1.0)	0.23—0.30 (0.27)	0.23—0.30 (0.27)	Eriophorum—Sphagnum, Pinus—Sphagnum	12—20
150—100	1430±60 (TA-655)	1330±60	SA_2	1.0—1.4 (1.2)	1.1—1.6 (1.3)	0.13—0.34 (0.23)	0.14—0.43 (0.24)	Fuscum	5
240—250	2130±70 (TA-656)	2020±70	SA_1	1.1—1.6 (1.3)	1.1—1.6 (1.3)	0.18—0.38 (0.26)	0.18—0.38 (0.26)	Fuscum	10
320—330	2410±70 (TA-657)	2470±70	SA_1	1.9-5.7 (2.9)	1.4—2.7 (1.8)	0.25—1.42 (0.54)	0.18—0.65 (0.33)	Fuscum	5
350—360	2550±70 (TA-658)	2730±70	SA_1	выше 1.1 (2.1)	0.8—2.5 (1.2)	выше 3.3 (0.56)	0.18—0.75 (0.32)	Eriophorum—Sphagnum	15
390—400	2950±70 (TA-659)	3170±70	SB_2	0.7—1.5 (1.0)	0.7—1.3 (0.9)	0.16—0.45 (0.27)	0.15—0.39 (0.24)	Eriophorum—Sphagnum	15
430—440	3670±70 (TA-660)	4030±70	SB_1/SB_2	0.4—0.7 (0.6)	0.4—0.6 (0.5)	0.09—0.21 (0.16)	0.09—0.18 (0.13)	Eriophorum—Sphagnum	15
480—490	4870±70 (TA-661)	5560±70	SB_1/SB_2	0.4—0.5 (0.4)	0.3—0.4 (0.3)	0.09—0.15 (0.11)	0.07—0.12 (0.08)	Eriophorum—Sphagnum	40
530—540	6190±80 (TA-692)	7090±80	At_2	0.3—0.4 (0.4)	0.3—0.4 (0.3)	0.07—0.12 (0.11)	0.07—0.12 (0.08)	Eriophorum	40
570—580	6320±80 (TA-662)	7270±80	At_1	выше 1.4 (3.1)	1.2—20.0 (2.2)	выше 3.7 (0.82)	0.28—60.0 (0.59)	Eriophorum—Fuscum	15—40
640—650	7150±80 (TA-663)		At/Bo	0.7—1.0 (0.8)				Eriophorum—Pinus (низинный)	50
660—670	7250±80 (TA-664)		Bo_2	0.8 (0.2)				Carex (низинный)	25
690—700	7770±80 (TA-665)		Bo_2	0.4—0.8 (0.6)				Sphagnum (низинный) сапропель	25

грунтовых вод спал (Валк, 1971), прирост торфа уменьшился и остается примерно на таком же уровне до настоящего времени (табл. 1). Средний прирост торфа в слое, начиная от поверхности до глубины 390—400 см, равен 1.2—1.3, а до 570—580 см — 0.8—0.9 мм/год.

По данным B. Aaby и H. Tauber (1975), в северной Европе линейный прирост торфа на верховых болотах составляет 0.19—1.9 мм/год. S. Zurek (1976) вычислил на основе литературных данных, что средний прирост сфагнового торфа в Евразии равен 0.58 мм/год (от 0.31 до 1.87), а сфагново-пушициевого торфа — 0.28 мм/год (от 0.17 до 0.53).

По данным K. Veber (1966, 1967), прирост верхового торфа в болотах Эстонии в субатлантическом периоде равен 1.16, в суббореальном периоде — 0.39, в атлантическом периоде — 0.71 мм/год. U. Valk (1969) получил для эстонских верховых болот за соответствующие периоды 0.8, 0.9 и 0.8 мм/год (от 0.1 до 4.1). По данным Ильвеса (Ильвес и др., 1974), прирост торфа некоторых эстонских верховых болот колеблется в пределах от 0.1 до 2.0 мм/год.

Весовой прирост торфа показывает такую же динамику. На основе конвенциональных C^{14} данных весовые приросты слоев залежи имеют высокие пики, а амплитуда варьирования прироста больше, чем на основе дендрохронологических корреляций (табл. 1). Конвенциональные C^{14} данные дают значения весового прироста торфа от 0.11 до 0.82 г/дм^2 в год. После дендрохронологических корреляций весовой прирост колеблется от 0.08 до 0.59 г/дм^2 в год.

Весовой прирост залежи (до глубины 570—580 см), несмотря на практически один и тот же линейный прирост, неодинаков по разным методам определения возраста — 0.32 и 0.25 г/дм^2 в год (разница 20%) (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Средняя величина весового прироста (г/дм^2 в год) торфа на западном массиве болотной системы Нигула, найденная во всех радиоуглеродных определениях (1) и после исключения некоторых опорных определений (2)

Метод определения возраста	Слой залежи, см									
	0—580		0—540		0—400		400—580		400—540	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
На основе конвенциональных C^{14} данных	0.32	0.25	0.28	0.26	0.33	0.31	0.28	0.15	0.12	0.11
На основе дендрохронологической корреляции конвенциональных C^{14} данных	0.25	0.24	0.23	0.23	0.27	0.27	0.20	0.14	0.09	0.11

Судя по данным табл. 1, определения абсолютного возраста и особенно времени образования некоторых слоев торфа являются спорными. Например, слои торфа на глубинах от 240—250 до 320—330, от 320—330 до 350—360 и от 530—540 до 570—580 см образовались за очень короткие промежутки времени, и ввиду того, что мы не имеем такого количества датировок, как, например, у Aaby и Tauber (1975), и не можем вычислить скользящего среднего возраста каждого слоя, видимо, нужно принимать во внимание отклоняющиеся показатели возраста этих слоев и считать нашей задачей изучение залежи в целом (табл. 1). Общий ход линейного и весового приростов от этого не изменится. Граница между низким и высоким приростами остается на прежнем месте (на глубине 390—400 см). На глубинах от 150—160 до 320—330 и от 320—330 до 390—400 см весовой прирост, найденный по разным возрастным определениям, изменяется различно, но отличия в приросте невелики и эти данные можно считать одинаковыми в обоих слоях.

Общая тенденция изменения линейного прироста такова, что на основе конвенциональных C^{14} данных вычисленные величины выше, чем найденные по дендрохронологическому коррелированию (табл. 1).

Это так и должно быть, потому что последний дает более высокие возрастные даты, чем первый.

Исключая некоторые спорные датировки (о которых шла речь выше), мы получаем, что приросты, найденные на основе конвенциональных C^{14} возрастов, будут равными, кроме одного случая, когда величины прироста вычислены из дендрохронологических корреляций возраста без исключения спорных возрастов (табл. 1 и 2). В данном случае все это говорит в пользу применения дендрохронологических корреляций конвенциональных C^{14} данных для определений весового прироста торфа, но пока корреляционные отношения между конвенциональными и дендрохронологическими возрастами изучены недостаточно хорошо.

Соотношение между продуктивностью растительного покрова и приростом торфа

В изучаемом профиле встречаются торфы, показывающие динамику развития сообществ со *Sphagnum fuscum* и *S. rubellum*. Продуктивность сообщества со *S. fuscum* на изучаемом болоте была равна 3.3 г/дм^2 в год, со *S. rubellum* — 4.2, а со *S. fuscum* и *S. rubellum* вместе — 3.6 г/дм^2 в год. Весовой прирост торфа находится в пределах 0.08—0.41 г/дм^2 в год (табл. 1). Следовательно, от первичной продуктивности растительного покрова аккумулируется в торф (на кочке) от 2 до 12%. Ф. З. Глебов и Л. С. Толейко (1975) показывают, что продукция надземной части травяно-кустарничкового и древесного ярусов входит снова в круговорот и только подземная часть этих ярусов и моховой ярус образуют торф. Продуктивность сфагнового покрова и подземной части травяно-кустарничкового яруса в сообществе S. fuscum равна 2.0, в сообществе S. rubellum — 2.9, а в сообществе S. fuscum и S. rubellum — 2.3 г/дм^2 в год. В таком случае в торф отлагается 2—21% от «полезной» первичной продукции растительного покрова изучаемого верхового болота. Но здесь использовались предельные величины весового прироста торфа изучаемой части залежи в целом. Можно полагать, что в разные климатические периоды и продуктивность растительного покрова была неодинакова. Более вероятные данные о соотношении между продуктивностью растительного покрова (P) и аккумуляцией торфа (A) получаем, если будем иметь дело только с более молодыми слоями торфа. Для верхнего слоя залежи (50—60 см), где господствующим видом сфагнума стал *S. rubellum*, первичная продуктивность сообщества которого равна 4.2 г/дм^2 в год, соотношение $A/P=5—8\%$ ($A=0.23—0.30$ г/дм^2 в год). Но если принимать во внимание только продуктивность сфагнового покрова и подземную часть травяно-кустарничкового яруса ($P=2.9$ г/дм^2 в год), то соотношение $A/P=7—11\%$ (табл. 3).

В части залежи на глубине от 50—60 до 320—330 см, где господствующим видом сфагнума был *S. fuscum* ($P=3.3$ г/дм^2 в год, $A=0.14—0.41$ г/дм^2 в год), соотношение A/P имеет пределы от 4 до 12%, но если учитывать данные Глебова и Толейко (1975), то $A/P=7—21\%$ ($P=2.0$ г/дм^2 в год).

В работах подобного рода можно найти данные о соотношении A/P для трех типов болот, из которых тундровые болота и канадские олиготрофные болота имеют самые малые величины A/P (1.3—7%). На болотах-плащах Великобритании и Ирландии аккумулируется в торф 6.3—23% от первичной продукции болота. Самые большие числа в этом отношении у верховых болот Западной (20%) и Северной Европы (8—46%, в среднем 15—16%). Видимо, в этих районах имеются самые пригодные условия для накопления торфа, т. е. разложение органических веществ происходит более медленно.

На болотах-плащах в Великобритании участие травяно-кустарничкового яруса в общей первичной продукции сравнительно высокое — примерно 80% (Forrest, Smith, 1975). По данным R. Reader и J. Stewart

ТАБЛИЦА 3

Продуктивность растительного покрова и скорость аккумуляции торфа болот, расположенных в разных географических пунктах

Автор, место исследования, тип болота	Продуктивность (P), г/м² в год	Скорость аккумуляции (A), г/м² в год	A/P, %
Sonesson, Progress Report, 1972; 1973; Северная Швеция (Абиско), бугристое болото Pakarinen, 1975 (по: Козловская и др., 1978); Канада, о. Девон, тундровое болото	150 185—280	3—10 6—10	2—7 1.8—5.4
Reader, Stewart, 1972, Канада, Манитоба, олиготрофное болото, олиготрофное лесное болото краевая топь	1942.6 709.9 992.6 1631.0	36.3 36.3 26.8 51.7	1.9 5.1 2.7 3.2
Stewart, Reader, 1972; Канада, Манитоба, олиготрофное болото	1942	26.8	1.3
Pakarinen, 1975 (по: Козловская и др., 1978); Южная Финляндия, верховое болото	300—800	50—100	8—33
Козловская и др., 1978; в среднем для всех типов болотных лесов и болот (Карелия)	300	49.5	16.5
Илометс, данная работа; Эстонская ССР, верховое болото Нигула	200—290	14—34	4—14
Бегак, 1927; Калининская обл., верховое болото «Галицкий мох»	209	57—97	27—46
Malmer, 1975; Западная Европа, безлесные сфагновые болота	400—500	80—100	20
Gore, Olson, 1967; Великобритания, болото-плащ	420 447	97 29	23 6.5
Jones, Gore, 1975; Великобритания, болото-плащ			
Heal, Perkins, 1976; Великобритания, болото—плащ	630	60	10
Pakarinen, 1975 (по: Козловская и др., 1978): Ирландия, Гленомой, болото-плащ	523	32	6.1

(1972), сфагновые мхи на олиготрофном болоте в Канаде составляют ничтожную долю в первичной продукции болота. Как известно, опад травяно-кустарничкового яруса разлагается очень быстро, а сфагновые мхи — медленно.

На верховых болотах Северной Европы роль сфагнового покрова в первичной продукции растительного покрова выше. По данным Г. А. Елиной и О. Л. Кузнецова (1977), на олиготрофных болотах Карелии на долю сфагнового покрова в годичном приросте приходится 77—81, по данным Л. С. Козловской и др. (1978) на олиготрофных болотах Карелии — 57.7, а на открытых верховых болотах Эстонии — примерно 40%. В результате и скорость аккумуляции торфа при сравнительно невысокой общей первичной продуктивности растительного покрова высокая. Кроме того, одни и те же виды растений, произрастающие в различных географических районах, имеют неодинаковую степень разложения (Боч, 1978), что в свою очередь влияет на скорость аккумуляции торфа.

На тундровых болотах бриофиты имеют также относительно высокую продуктивность, составляющую примерно 46% (70 г/м² в год) от общей продуктивности растительного покрова (Rosswall et al., 1975), но несмотря на это, их доля в образовании торфа не более 4% от первичной продукции болота.

По данным W. Malmer (1975), в Западной Европе на открытых сфагновых болотах имеется самая высокая величина скорости аккумуляции торфа. Здесь примерно 20% от первичной продукции откладывается в виде торфа, а прирост торфа составляет 5—10 см за 100 лет.

В заключение можно отметить, что на тундровых болотах скорость аккумуляции торфа в среднем равна 7.0, на канадских олиготрофных болотах — 36.3, на верховых болотах Северной Европы — 57.4 и на болотах-плащах Великобритании и Ирландии — 54.5 г/м^2 в год, т. е. в общем скорость аккумуляции торфа не превышает величины 60 г/м^2 в год. В торф аккумулирует не более чем 20% от первичной продукции растительного покрова. Остальная часть либо входит снова в круговорот болотной экосистемы, либо выходит из нее.

ЛИТЕРАТУРА

Бегак Д. А. (1927). Прирост торфяников. Торфяное дело, 11. — Бегак Д. А. (1928). Прирост торфяника «Галицкий мох». Тр. н.-и. торф. инст., 1. — Боч М. С. (1978). Достижения современного болотоведения. Итоги науки и техники. Ботаника, 2. М. — Валк У. А. (1971). Об изменении климата Эстонии в голоцене (по материалам изучения торфяных болот). В кн.: Палинология голоцена. М. — Вебер К. Ю. (1967). Возраст болот и прирост торфа по данным спорово-пыльцевых диаграмм северо-восточной Эстонии. В кн.: Природа болот и методы их исследования. Л. — Глебов Ф. З., Л. С. Толейко. (1975). О биологической продуктивности болотных лесов, лесообразовательном и болотообразовательном процессах. Бот. ж., 60, 9. — Дубах А. Д. (1925). Рост мохового покрова и накопление торфа в Горецкой лесной даче. Торфяное дело, 6. — Дубах А. Д. (1927). Нарастание мха и торфа на болотах Белоруссии. Изв. Ленингр. лесного инст., 35. — Елина Г. А., О. Л. Кузнецов. (1977). Биологическая продуктивность болот южной Карелии. В кн.: Стационарные исследования болот и заболоченных лесов в связи с мелиорацией. Петрозаводск. — Загуральская Л. М. (1967). Разложение некоторых растений-торфообразователей в естественных условиях. В кн.: Взаимоотношения леса и болота. М. — Загуральская Л. М. (1974). Роль микроорганизмов в разложении органического вещества болотных почв. В кн.: Почвенные исследования в Карелии. Петрозаводск. — Ильвес Э., А. Лийва, Я.-М. Пуннинг. (1974). Радиоуглеродный метод и его применение в четвертичной геологии и археологии Эстонии. Таллин. — Каяк К., Х. Кессел, Э. Лийвранд, Р. Пиррус, А. Раукас, А. Сарв. (1976). Стратиграфия четвертичных отложений Эстонии. В кн.: Стратиграфия четвертичных отложений Прибалтики. Вильнюс—Таллин. — Козловская Л. С. (1976). Роль беспозвоночных в трансформации органического вещества болотных почв. Л. — Козловская Л. С., В. М. Медведева, Н. И. Пьявченко. (1978). Динамика органического вещества в процессе торфообразования. Л. — Пиррус Р. П. (1963). История развития верхового болота Нигула. Тр. Инст. геологии АН ЭССР, 12. — Сарв А. А., Э. О. Ильвес. (1976). Стратиграфия и геохронология голоценовых озерных и болотных отложений юго-западной части Эстонии. В кн.: Палинология в континентальных и морских геологических исследованиях. Рига. — Aaby B., H. Tauber. (1975). Rates of peat formation in relation to degree of humification and local environment, as shown by studies of a raised bog in Denmark. Boreas, 4, 1. — Berg B., L. Kärenlampi, A. K. Veum. (1975). Comparisons of decomposition rates measured by means of cellulose. Ecol. stud., 16, 1. — Clymo R. S. (1965). Experiments on breakdown of *Sphagnum* in two bogs. J. Ecol., 53, 3. — Forrest G. J., R. A. H. Smith. (1975). The productivity of a range of blanket bog vegetation types in the Nortern Pennines. J. Ecol., 63, 1. — Gore A. J. P., J. Olson. (1967). Preliminary models for the accumulation of organic matter in an *Eriophorum*/*Calluna* ecosystems. Aquilo, ser. bot., 6. — Heal O. W., D. F. Perkins. (1976). I. B. P. studies on montane grassland and moorlands. Phil. Trans. Roy. Soc. London, B 274, 934. — Jones H. E., A. J. P. Gore. (1975). A simulation of production and decay in blanket bog. In: Ecology of some British moores and montane grasslands. — Leisman G. A. (1953). The rate of organic matter accumulation on the sedge mate zones of the bogs in the Itasca State Park Region of Minnesota. Ecology, 34, 1. — Leisman G. A. (1957). Further data on the rate of organic matter accumulation in bogs. Ecology, 38, 1. — Malmer N. (1975). Bog mires and their influence on landscapes. Development of bog mires. Ecol. Stud. Berlin, 10. — Progress Report 1972. (1973). Swedish IBP Tundra Project, Tech. Report, 14. — Reader R. J., J. M. Stewart. (1972). The relationship between net primary production and accumulation for a peatland in Southeastern Manitoba. Ecology, 53, 6. — Rosswall T. (1974). Cellulose decomposition studies on the tundra. In: Soil Organisms and Decomposition in Tundra. Stockholm. — Rosswall T., A. K. Veum, L. Kärenlampi. (1975). Plant litter decomposition of Fennoscandian tundra sites. Ecol. stud., 16, 1. — Stewart J. M., R. Reader. (1972). Some considerations of production: accumulation dynamics in organic terrains. Proc. 4-th Int. Peat Congr., 1. — Suess H. E. (1970а). Bristlecone-pine calibration of the radiocarbon time-scale 5200 B. C. to the present. In: Radioc. variat. and absol. chronol. Stockholm. — Suess H. E. (1970б). The three cause of the seculare C^{14} fluctuations, their amplitudes and time constans. In: Radioc. variat. and absol. chronol. Stockholm. — Žurek S. (1976). The problem of growth of the Eurasian Peatlands in the Holocene. Proc. 5-th Inter. Peat Congr., 2. Warszawa. — Valk U. (1969).

Eesti soode vanusest ja turba juurdekasvu kiirusest holotseeni vältel. Metsanduslikud uurimused, 7, Tallinn. — Veber K. (1966). Kui kiiresti kasvab soo? Eesti Loodus, 6. — Veber K. (1967). Soode vanusest ja turba juurdekasvu kiirusest Eesti NSV. EMMTUI Tead. tööde kogumik, 10. Tallinn.

Институт геологии АН ЭССР,
Таллин.

Получено 9 XI 1978.

УДК 581.9 (477)

И. С. Ивченко

ДЕНДРОЛОГИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ УКРАИНСКОГО ПОЛЕСЬЯ

I. S. IVCHENKO. DENDROLOGICAL ZONATION OF THE UKRAINIAN POLESYE

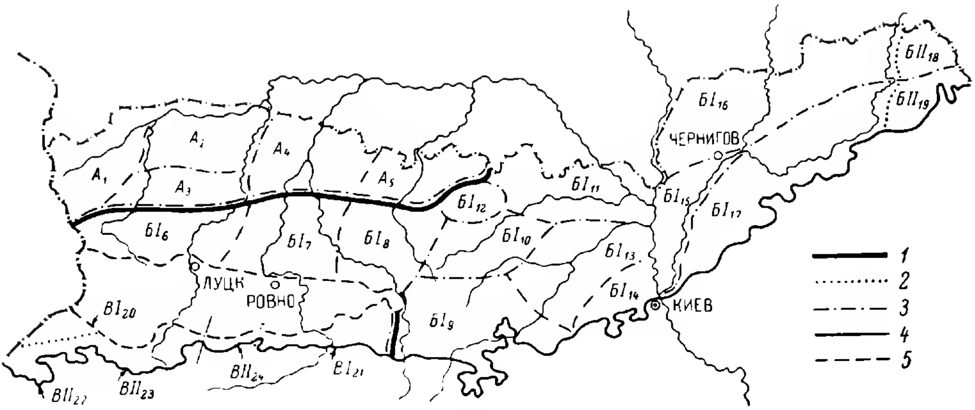
На основании дендрофлористических исследований, с использованием данных, имеющихся в лесоведческой, геоботанической и флористической литературе, осуществлено дендрологическое районирование Полесья Украинской ССР. Выделены дендрологические области, подобласти и районы. Приведена краткая характеристика физико-географических условий и особенностей природной дендрофлоры выделенных областей и подобластей. Подобное районирование является обобщением накопленных на определенном этапе исследования сведений о видовом составе и распространении древесных растений региона.

Очередные задачи ботанико-географического районирования СССР предопределяют необходимость проведения детального районирования растительного покрова отдельных районов страны (Лавренко, 1968). В эти задачи входит флористическое районирование различных регионов СССР, в том числе их дендрологическое районирование.

Дендрологическое районирование отдельных регионов страны осуществлено С. В. Голицыным (1935), А. В. Васильевым (1935), Н. В. Блиновским (1946), А. М. Мушегяном (1960), С. И. Машкиным (1964). Объектом подобного районирования явилась также древесная растительность Северной Америки (Sargent, 1926; Rehder, 1949) и некоторых других территорий.

Дендрологическое районирование Украинского Полесья проведено нами на основании оригинальных дендрофлористических исследований 1974—1978 гг. с учетом данных, имеющихся в геоботанической и лесоведческой литературе (Погребняк, 1927, 1928, 1955; Воробйов, 1927, 1928; Воробьев, 1953; Лавриненко, 1954; Барбарич, 1955; Поварніцин, 1959; Солдатов и др., 1960; Пятницкий, Изюмский, 1966; Генсірук, Бондар, 1973; Генсирук, 1975), с использованием многочисленных работ по флоре и растительности региона, в частности посвященных его детальному геоботаническому районированию (Брадіс, Андрієнко, 1975).

В работе мы исходили из принципов дендрологического районирования, примененных Машкиным (1964) для районирования сопредельной Украинскому Полесью территории Центрального Черноземья. Дендрологические области выделяли по преобладанию лесообразующих пород-эдификаторов и определенных лесорастительных формаций (Прозоровский, Тюремнов, 1967). Подобласти выделяли на основе наличия видов, имеющих важное фитоценотическое значение, в первую очередь видов-субдоминантов. В качестве дендрологических районов выделяли территории с более или менее однородным составом дикорастущих древесных растений и определенным комплексом физико-географических факторов. При описании всех районов учитывали: 1) общую площадь лесов, выраженную в процентах к площади района, определенную по картографическим и лесоустроительным материалам; 2) преобладающие лесные



Дендрологическое районирование Украинского Полесья.

Границы: *1* — дендрологических областей (*А*, *Б*, *В*), *2* — дендрологических подобластей (*I*, *II*), *3* — дендрологических районов (*1—24*), *4* — между Полесьем и Лесостепью (Барбарич, 1955), *5* — Волынской Лесостепи.

породы; 3) редких представителей дендрофлоры и так называемые своеобразные виды, характерные для данного района, а иногда встречающиеся только в пределах Украинского Полесья и нередко имеющие реликтовую природу; 4) преобладающие почвы (по: Вернандер и др., 1951; Андрущенко и др., 1967); 5) климатические показатели (согласно данным метеостанций, находящихся в конкретных дендрологических районах).

Приводим краткую характеристику дендрологических областей и подобластей, останавливаясь лишь на их своеобразных признаках.

А. Нижне-Припятская область (с преобладанием *Pinus sylvestris* L.)

Среди преобладающих на территории области сосновых лесов наиболее распространены влажные боры, присущие в пределах Украинского Полесья почти исключительно данной области. Широко распространены также мокрые боры, или сосновые леса голубиково-сфагновые (Барбарич, 1955), считающиеся переходными к болотам с древесным ярусом, с признаками заболачивания почв, с низким бонитетом (IV—V) и примесью *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. В меньшей степени, в основном на севере Житомирской обл., распространены сухие боры, занимающие вершины и южные склоны песчаных холмов, также низкобонитетные (III—V) с полнотой 0.5—0.6 (Генсірук, Бондар, 1973). В отдельных районах (Рафаловский, Дубровицкий и др.) встречаются участки сосновых лесов орляковых и сосново-дубовых лесов орляково-черничных (Брадіс, Андрієнко, 1975). Для этой области характерны островные местонахождения *Picea abies* (L.) Karst., встречающиеся в пределах Украинского Полесья за редким исключением (Мулярчук, 1966) лишь в данной дендрологической области.

Площадь этой дендрологической области составляет около 20 тыс. км^2. Ее юго-восточная граница проходит вблизи населенных пунктов Ковель—Маневичи (Волынская обл.) — Сарны—Березно—Ракитное (Ровенская обл.). Данная область подразделяется на 5 дендрологических районов: Шацко-Ратновский (A_1), Заречнянский (A_2), Ковельско-Маневичский (A_3), Дубровицкий (A_4), Клесовско-Юровский (A_5) (см. рисунок).

Всем районам свойственны значительная лесистость (до 55%); преобладание дерново-слабо-среднеподзолистых, глееватых, глинисто-песчаных, торфяно-болотных почв; своеобразные климатические показатели: средняя температура самого теплого месяца (июль) от 18.6 до 18.9, самого холодного (январь) — от —5.3 до —4.4° С, абсолютные минимумы температуры — (35—33)° С (январь) и 4—5° С (июль). Продолжительность безморозного периода составляет 154—165 дней. Величину площадей, занимаемых основными лесообразующими породами, можно представить (по лесоустроительным данным) на примере Маневичского административного района: *Pinus sylvestris* — 17 211, *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. — 4239, *Betula pendula*, *B. pubescens* — 2568, *Picea abies* — 537 га.

Из характерных элементов дендрофлоры следует отметить *Juniperus communis* L., *Picea abies*, *Quercus petraea* Liebl., *Alnus incana* (L.) Moench, *Betula kotulae* Zaverucha, *B. polessica* Ivczenko, *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Rhododendron luteum* Sweet, *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr., *O. palustris* Pers., *Rubus hirtus* Waldst. et Kit., *R. plicatus* Weihe et Nees, *Hedera helix* L., возможно, *Empetrum nigrum* L. (Барбарич, 1955) и некоторые другие. Из 148 видов, вошедших в конспект дендрофлоры Украинского Полесья (Івченко, 1978), в данной дендрологической области распространено 127 видов. Наиболее представлены следующие семейства: *Rosaceae* (41 вид), *Salicaceae* (18), *Ericaceae* (11), *Betulaceae* и *Fabaceae* (по 9), *Ulmaceae* (6) *Caprifoliaceae* и *Grossulariaceae* (по 4), *Pinaceae*, *Aceraceae* и *Celastraceae* (по 3).

Для этой дендрологической области характерно наибольшее участие бореальных элементов дендрофлоры.

Б. Полесско-Днепровская, или Средне-Днепровская, область (с преобладанием *Pinus sylvestris*, *Quercus robur* L., *Betula pendula* и *B. pubescens*)

Согласно детальному геоботаническому районированию Украинского Полесья (Брадіс, Андрієнко, 1975), из 24 районов, находящихся в пределах этой дендрологической области, лишь 5 (Репкинско-Добрянский, Шорско-Семеновский, Остерский, Бородянский и Шосткинский) характеризуются наличием сосновых лесов на довольно значительной площади. В остальных районах на первое место выступает формация дубово-сосновых лесов, из которых наиболее широко распространены свежие субори, занимающие в Киевской и Черниговской областях половину общей площади лесного фонда (Генсирук, 1975) и отличающиеся высокой продуктивностью *Pinus sylvestris* (I и I^a бонитеты).

В большинстве лесхоззагов площади, занимаемые *Quercus robur*, превышают площади под остальными породами (кроме *Pinus sylvestris*), например: *Quercus robur* — 6515, *Alnus glutinosa* — 3179, *Betula pendula* и *B. pubescens* — 3011, *Carpinus betulus* L. — 1199 га (Киверцовский лесхоззаг); *Quercus robur* — 4820, *Betula pendula* и *B. pubescens* — 1486, *Alnus glutinosa* — 1255, *Populus tremula* L. — 299 га (Коростышевский лесхоззаг); *Quercus robur* — 8804, *Betula pendula* и *B. pubescens* — 2653, *Alnus glutinosa* — 1255, *Populus tremula* — 527 га (Коростеньский лесхоззаг).

Фитоценотическая роль *Alnus glutinosa* здесь незначительна, в то время как участие видов *Betula* велико; их сообщества составляют 13% покрытой лесом площади Украинского Полесья, занимая второе место среди лесообразующих пород (кроме *Pinus sylvestris*). Наибольшие площади березовых лесов, в основном вторичного происхождения, сосредоточены в Житомирской обл., например в Барановском лесхоззаге они составляют 11 481 из 89 144 га покрытой лесом территории, значительно превышая площадь дубовых лесов (792 га).

Данная дендрологическая область занимает площадь около 90 тыс. км^2. Она разделяется на подобласть с *Carpinus betulus* (*БI*), которая простирается до восточной границы распространения этого вида, и подобласть с *Tilia cordata* L. (*БII*) (см. рисунок).

Подобласть I состоит из 12 районов: Турийский ($БI_6$); Костопольский ($БI_7$), Городницко-Олевский ($БI_8$), Коростеньско-Малинско-Житомирский ($БI_9$), Народичский ($БI_{10}$), Полесско-Чернобыльский ($БI_{11}$), Словечанско-Овручский ($БI_{12}$), Дымерский ($БI_{13}$), Киевский ($БI_{14}$), Черниговский ($БI_{15}$), Бородянско-Щорский ($БI_{16}$), Нежинский ($БI_{17}$).

Дендрологическая подобласть II включает 2 района: Середино-Будско-Шосткинский ($БII_{18}$) и Ямпольский ($БII_{19}$).

Видовой состав дендрофлоры этой области разнообразнее, чем в первой; здесь сосредоточены практически все виды деревьев и кустарников Украинского Полесья. На опушках смешанных лесов встречается *Prunus spinosa* L., а на юге области — и *P. stepposa* Kotov. Обычными для суборей являются *Genista germanica* L. и *G. tinctoria* L., в южной части области (ее граница совпадает с границей Полесья и Лесостепи) произрастают *Grossularia reclinata* (L.) Mill., *Cerasus fruticosa* Pall., *Chamaecytisus austriacus* (L.) Link, *Ch. lindemanii* (V. Krecz.) Kláskovà, *Tilia platyphyllos* Scop., *Acer tataricum* L., *A. campestre* L. и некоторые другие степные и лесостепные виды.

На территории этой дендрологической области отмечены основные местонахождения редко и спорадически распространенных видов: *Sambucus racemosa* L., *Daphne mezereum* L., *D. cneorum* L., *Berberis vulgaris* L., *Lonicera xylosteum* L., *Cotoneaster melanocarpus* Lodd. Редко встречающиеся в лесах первой области *Euonymus verrucosa* Scop. и особенно *E. europaea* L. здесь становятся обычными растениями, это относится также и к *E. suberosa* Klok., распространенному на крайнем юге Украинского Полесья. Наряду с *Viscum album* L., северо-восточная граница естественного распространения которого проходит в БССР, на соснах в южной части Полесья паразитирует *V. austriacum* Wiesb. Соответственно при продвижении в пределах данной области с запада на восток уменьшается число местонахождений средне-западноевропейских видов, многие из которых (*Quercus petraea*, *Ribes alpinum* L., *Lembotropis nigricans* (L.) Griseb., *Acer pseudoplatanus* L. и др.) не встречаются уже в Киевской обл., а некоторые (например, *Carpinus betulus*) имеют незначительное распространение в Черниговской обл. Эта же особенность характерна и для голарктических видов (*Arctostaphylos uva-ursi*, *Chamaedaphne calyculata*, *Ledum palustre* L., *Rhodococcum vitis-idaea* (L.) Avror., *Vaccinium uliginosum* L., а также бореальноевропейских (*Picea abies*, *Alnus incana*) и бореальных видов (*Juniperus communis*, *Betula humilis* Schrank), которые к юго-востоку Полесско-Днепровской области становятся редкими, а в ряде дендрологических районов вообще не отмечены. Уменьшается также участие болотных ив (*Salix aurita* L. и др.), которые находятся здесь вблизи южных границ ареалов (Скворцов, 1968), и возрастает число местонахождений псаммофитного вида *Salix acutifolia* Willd.

В этой дендрологической области находится бо́льшая часть полесского «острова» *Rhododendron luteum* и большее число местонахождений другого реликтового вида — *Hedera helix*.

Указанные особенности природной дендрофлоры обусловливаются характерными для области почвенно-климатическими показателями. По сравнению с первой дендрологической областью здесь меньше лесистость территории, лишь в отдельных районах (Городницко-Олевский) она достигает 40%, а в некоторых (Словечанско-Овручский, Киевский и др.) не превышает и 15—20%. Преобладают дерново-подзолистые почвы, иногда в комплексе с дерново-карбонатными и черноземными; встречаются лёссовые острова с серыми и темно-серыми лесными почвами, отмечены выходы гранитов. Средняя температура самого теплого месяца (июль) колеблется от 18.2 до 19.9, самых холодных (январь, февраль) от —2 до —6° С, продолжительность безморозного периода составляет 140—168 дней.

В. Нижне-Стырьская область (область Малого Полесья)

В качестве дендрологической области на основании своеобразного видового состава природной дендрофлоры (Котов, 1955; Брадіс, 1957; Івченко, 1977) выделяется Нижне-Стырьская обл. На ее территории отмечен ряд видов древесных растений, присущих за редким исключением в пределах Украинского Полесья лишь этому региону: *Abies alba* Mill., *Cratae-*

gus lipskyi Klok., *Rosa bugensis* Chrshan., *Rubus hirtus*, *R. plicatus*, *R. sulcatus* Vest ex Tratt., *Staphylea pinnata* L. *Viburnum lantana* L., *Genista elata* (Moench) Wend. и важнейшая лесообразующая порода-эдификатор в западных районах УССР *Fagus sylvatica* L., находящаяся здесь на северо-восточной границе ареала (Івченко, Войтюк, 1978).

Необходимо отметить, что весь растительный покров области имеет специфические черты. Здесь в наибольшей степени в пределах Украинского Полесья распространены широколиственные леса с островными местонахождениями *Fagus sylvatica*, который нигде не образует значительных по площади массивов. Леса характеризуются в основном двухъярусным строением (дубово-сосновые, грабово-дубовые), чаще, чем в ранее описанных областях, встречаются леса со сложным трехъярусным строением — грабово-дубово-сосновые, а также грабовые, распространенные в Смыжско-Острожско-Плужнянском геоботаническом районе (Брадіс, Андрієнко, 1975). Значительно чаще, чем на основной территории Украинского Полесья, встречается *Alnus incana*. В юго-западной части области сохранились реликтовые сообщества с участием *Picea abies*, *Abies alba*, *Fagus sylvatica*. В восточной части Малого Полесья в травяно-кустарничковом ярусе смешанных лесов обильно распространена *Daphne mezereum*, которая за последние 20 лет стала редкостью в лесах Украинского Полесья и встречается ненамного чаще, чем другой представитель этого реликтового рода — *D. cneorum*, также отмеченная здесь.

В пределах области недавно обнаружена *Linnaea borealis* L. (Слободян, Завада, 1971), которую около 70 лет безуспешно пытались найти на Украинском Полесье. С участками, где выходят на дневную поверхность меловые породы, связаны единичные местонахождения на Малом Полесье *Rosa bugensis* и *R. czackiana* Bess.

Несмотря на сравнительно небольшую площадь Малого Полесья (около 8 тыс. км^2), число видов древесных растений здесь ненамного меньше, чем в Нижне-Припятской дендрологической области, а именно 121 вид. Их распределение по преобладающим семействам также не имеет существенных отличий по сравнению с приведенными данными для дендрологической области *А* — *Rosaceae* (37), *Salicaceae* (19), *Ericaceae* (8), *Betulaceae* (7), *Pinaceae*, *Ulmaceae* и *Grossulariaceae* (по 4), *Fagaceae*, *Aceraceae* и *Celastraceae* (по 3). Меньшее число видов в семействах *Ericaceae*, *Rosaceae*, *Betulaceae* и других объясняется отсутствием ряда бореальных и среднеевропейских видов.

Нижне-Стырьская область разделяется на две подобласти: I — с бо́льшим представительством бореальных и неборeальных, II — с наличием значительного числа лесостепных видов древесных растений, условно они названы Пребореальная и Лесостепная.

Пребореальная подобласть, состоящая из Рава-Русско-Радеховского (BI_{20}) и Шепетовского (BI_{21}) районов, отличается значительным распространением сосновых лесов, присущих первой (*А*) и в меньшей степени второй (*Б*) дендрологическим областям. Участие не характерных для основной территории Украинского Полесья видов в данной подобласти меньшее, в ней почти отсутствует *Fagus sylvatica* и целиком отсутствует *Abies alba*.

Лесостепная подобласть включает Немировский (BII_{22}), Каменко-Бугский (BII_{23}) и Икво-Вилийский (BII_{24}) районы и характеризуется наибольшим в пределах Украинского Полесьн распространением степных и лесостепных ландшафтов (см. рисунок).

Леса довольно равномерно распределяются по всей территории области, однако лесистость нигде не превышает 35%, понижаясь в южной части до 20%. Преобладают дерново-слабо-среднеподзолистые, реже дерново-карбонатные почвы, встречаются черноземы на твердых карбонатных почвах. Климатические особенности области благоприятствуют произрастанию теплолюбивых видов древесных растений: средняя температура самого теплого месяца (июль) от 17.9 до 18.6° С, самого холодного (январь) — от —4.2 до —4.9° С, абсолютный минимум температуры от

—31 до —34° C (январь, февраль) и 4 —5° C (июль). Продолжительность безморозного периода 144—155 дней.

Общий анализ древесной растительности по выделенным дендрологическим единицам позволяет установить некоторые закономерности в произрастании тех или иных видов. Изменение климата Украинского Полесья в сторону большей континентальности при продвижении с запада на восток приводит к уменьшению представительства умеренно засухоустойчивых и влаголюбивых видов древесных растений. Так, в районах, где среднесуточная температура июля не достигает 19° C, но близка к ней (Народичский р-н Житомирской обл. и др.), на крайнем восточном пределе своего распространения находятся *Rhododendron luteum*, *Lembotropis nigricans*, *Sarothamnus scoparius* (L.) Koch. В указанных районах отмечен и наиболее длинный для северных районов Полесья вегетационный период (168 дней), который менее продолжителен в юго-восточных районах и нигде не превышает 160 дней, кроме южных районов — Киевского, Черниговского и Житомирского. В этих районах с продолжительностью безморозного периода более 160 дней и средней температурой самого теплого месяца (июль) больше 19° распространяются теплолюбивые и засухоустойчивые виды — *Prunus stepposa*, *Acer campestre*, *A. tataricum* и др.

На западе Западного Полесья и на Малом Полесье, где продолжительность безморозного периода не превышает 155 дней, но зимы довольно теплые (средняя температура самых холодных месяцев — января и февраля — около —5°), а лето прохладное (средняя температура июля не более 18.6°) и влажность высокая (более 2.6%), получили наибольшее распространение такие влаго- и теплолюбивые западноевропейские виды, как *Quercus petraea*, *Ribes alpinum*, *Hedera helix* (их распространение здесь связано и с эдафо-орографическими особенностями Волынской гряды). Мозаичный характер почв Украинского Полесья обусловил пестроту лесорастительных формаций, однако и здесь выявляются некоторые закономерности, использованные при выделении дендрологических областей (преобладание формаций дубово-сосновых лесов, распространение грабовых лесов, ценозов с трехъярусным строением и др.).

Представленное дендрологическое районирование (см. рисунок) еще раз подтверждает выводы исследователей природы Полесской низменности о тесной связи ее флоры и растительности в первую очередь с климатическими и эдафическими факторами и показывает незначительное влияние на распространение древесных растений орографического фактора, который обусловливает произрастание некоторых видов древесных растений лишь в отдельных районах (Словечанско-Овручская возвышенность, Волынская гряда). Нельзя безусловно не учитывать и огромное антропогенное влияние на формирование растительного покрова Украинского Полесья, особенно возросшее в последние годы.

Дендрологическое районирование является в первую очередь обобщением накопленных на современном этапе исследования определенных сведений о древесных растениях региона: оно дает возможность обобщить данные и более ясно представить зависимость распространения ряда видов от физико-географических условий отдельных районов, показать фитоценотическую приуроченность некоторых видов древесных растений, указать на наиболее характерные, а также редкие и реликтовые виды в пределах дендрологических районов. При более детальной физико-географической, фитоценотической и флористической характеристике последних могут быть даны конкретные рекомендации для более рациональной лесохозяйственной деятельности в плане создания лесных культур, интродукции древесных растений, сохранения редких и реликтовых видов.

ЛИТЕРАТУРА

Андрущенко Т. О., Н. Б. Вернандер, Г. С. Гринь, О. П. Канаш, В. Д. Кисіль, С. О. Скорина, В. М. Ребезо. (1967). Карта грунтів Української РСР. Київ. — Барбарич А. І. (1955). Флора і рослинність Полісся Української РСР. В кн.: Нариси про природу і сільське господарство

Українського Полісся. Київ. — Блиновский Н. В. (1946). Древоводственные районы Туркменистана. Изв. Туркм. фил. АН СССР, 3—4. — Брадіс Е. М. (1957). Рослинність східної частини Малого Полісся та питання ботаніко-географічного районування західних областей УРСР. Укр. бот. ж., 14, 4. — Брадіс Е. М., Т. Л. Андрієнко. (1975). Детальне геоботанічне районування Полісся УРСР. Укр. бот. ж., 32, 4. — Васильев А. В. (1935). Флора деревьев и кустарников субтропиков Западной Грузии. Тр. Сухум. бот. сада, сер. 1, 8. — Вернандер Н. Б., М. М. Самбур, С. А. Скорина. (1951). Почвы УССР. Киев—Харьков. — Воробйов Д. В. (1927). Типи лісу та лісові асоціації Українського Правобережного Полісся. Тр. з лісової дослід. справи на Україні, 7. — Воробйов Д. В. (1928). Типи лісу та лісові асоціації Українського Лівобережного Полісся. Тр. з лісової дослід. справи на Україні, 10. — Воробьев Д. В. (1953). Типы лесов Европейской части СССР. Киев. — Генсирук С. А. (1975). Леса Украины. М. — Генсірук С. А., В. С. Бондар. (1973). Лісові ресурси України, їх охорона і використання. Київ. — Голицын С. В. (1935). Опыт ботанико-географического картирования юго-западного Закавказья с дендрологической точки зрения. Тр. Воронеж. унив., 8. — Івченко І. С. (1977). Нові та рідкісні види природної дендрофлори Українського Полісся. Укр. бот. ж., 34, 3. — Івченко І. С. (1978). Аналіз дикоростучої дендрофлори Українського Полісся. Укр. бот. ж., 35, 1. — Івченко І. С., Ю. О. Войтюк. (1978). Природне зростання *Fagus sylvatica* L. на північно-східній межі ареалу. Укр. бот. ж., 35, 2. — Котов М. І. (1955). Флористичні особливості пограничної смуги Опілля та Волинського Лісостепу. Бот. ж. АН УРСР, 12, 3. — Лавренко Е. М. (1968). Об очередных задачах изучения географии растительного покрова в связи с ботанико-географическим районированием СССР. В кн.: Основные проблемы современной геоботаники. Л. — Лавриненко Д. Д. (1954). Типы леса Украинской ССР. М.; Л. — Машкин С. И. (1964). Дендрологическое районирование Центрального Черноземья. В кн.: Охрана природы Центрально-Черноземной полосы, 5. Воронеж. — Мулярчук С. О. (1966). Сучасний стан природних лісостанів *Picea abies* (L.) Karst. на Лівобережному Поліссі. Укр. бот. ж., 16, 5. — Мушегян А. М. (1960). Дендрологические районы Казахстана. Тр. Алма-Атинского бот. сада КазССР, 5. — Поварніцин В. О. (1959). Ліси Українського Полісся. Київ. — Погребняк П. С. (1927). Лісорослинні умови Правобережного Полісся УРСР. Тр. з лісової дослід. справи на Україні, 7. — Погребняк П. С. (1928). Лісорослинні умови Лівобережного Полісся України. Тр. з лісової дослід. справи на Україні, 10. — Погребняк П. С. (1955). Основы лесной типологии. Киев. — Прозоровский Н. А., С. Н. Тюремнов. (1967). Вопросы геоботанического районирования. В кн.: Материалы межвузовской конференции по геоботаническому районированию СССР. М. — Пятницкий С. С., П. П. Изюмский. (1966). Леса Украинской ССР. В кн.: Леса СССР, 3. М. — Скворцов А. К. (1968). Ивы СССР. Систематический и географический обзор. М. — Слободян М. П., І. П. Завада. (1971). Нова знахідка ліннеї північної (*Linnaea borealis* L.). Укр. бот. ж., 24, 4. — Солдатов А. Г., С. Ю. Тюков, М. В. Туркевич. (1960). Ліси України. Київ. — Rehder A. (1949). Manual of cultivated trees and shrubs, ed. 2. New York. — Sargent Ch. (1926). Manual of the trees of North America. Boston, New York.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 23 IV 1979.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 576 : 16 (597)

Нгуен Тьен Хьеп, Г. П. Яковлев

НОВЫЙ ВИД РОДА *PHOTINIA* (*ROSACEAE*) ИЗ ВЬЕТНАМА

NGUYÊŃ TIÊN HIÊP, G. P. YAKOVLEV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *PHOTINIA* (*ROSACEAE*) FROM VIET-NAM

В 1975 г. во время поездки в СРВ А. Л. Тахтаджян и сопровождающий его сотрудник Института биологии (Ханой) Нгуен Тьен Хьеп собрали не известный науке вид рода *Photinia* Lindl. Описание этого вида приводится ниже.

Photinia cucphuongensis Hiep et Yakovl. sp. nov. (рис. 1, 2). Frutex 1—3 m alt. Rami glabri, verrucosi, floriferi tenues et breves. Folia persistentia, coriacea, elliptica vel oblonga, apice acutata vel acuta, rarius obtusiuscula, basi attenuata, 1.7—3 cm lt., 5—7 cm lg., utrinque glabra, margine dentata, nervis lateralibus 7—8-geminatis, subtus vix elevatis; petiolus semiteres, supra canaliculatus, initio pubescens, dein glabrescens. Inflorescentia multiflora, terminalis, 3—12 cm in diam.; axes secundarii glabri, graciles; pedicelli 1—2 mm lg., glabri. Bracteolae minutae, caducae, margine pilosae. Flores 1—3 mm in diam., albi; tubus calycis turbinatus, extra glaber; dentes calycis triangulares, circa 1—1.5 mm lg., margine glabri. Petala orbicularia, 2—3 mm lg., apice rotundata, breviter unguiculata, glabra. Stamina 15—20, glabra. Ovarium semiinferum, biloculare, apice villosum; styli 2, basi connati; stigma complanatum, superne capitatum, plus minusve pilosum.

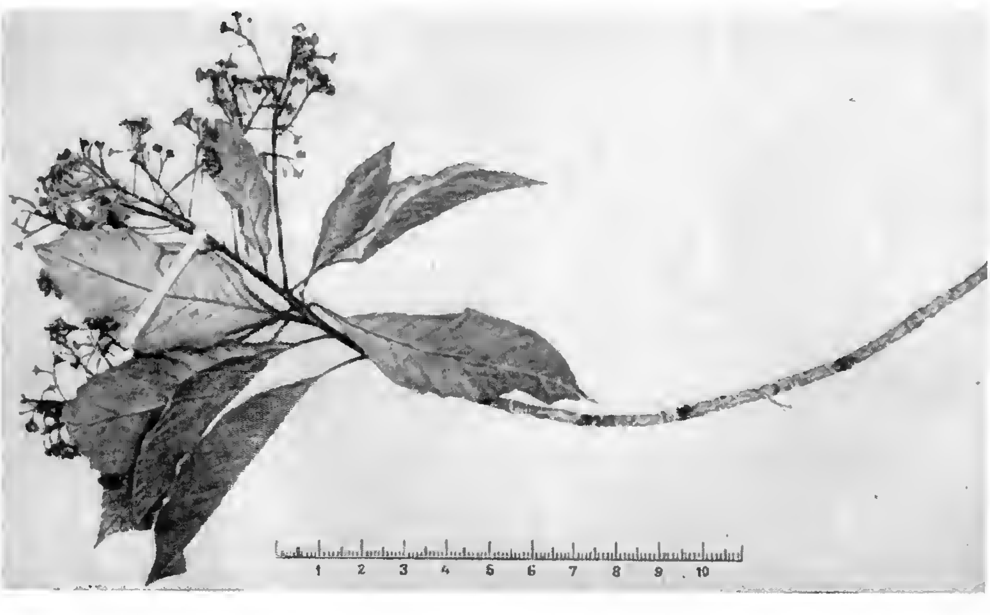


Рис. 1. *Photinia cucphuongensis* Hiep et Yakovl. (по типу).

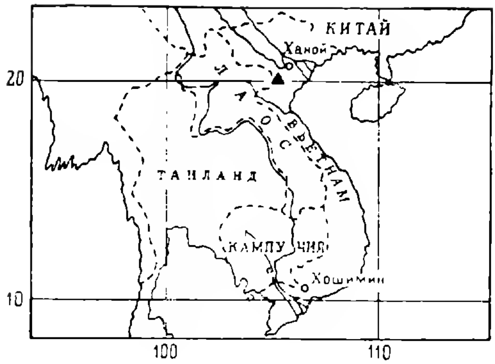


Рис. 2. Местонахождение *Photinia cucphuongensis* Hiep et Yakovl. отмечено *треугольником.*

Typus: Vietnam, Ninh binh, Cuc phuong, dinh nui May-bac, 29 I 1975, A. L. Takhtadjan, Nguen Tien Hiep, n° 8565 (LE, isotypus HN).

Affinitas. A speciebus proximis *P. davidsonia* Rehd. et Wils. et *P. glabra* (Thunb.) Maxim. tubo calycis extra glabro et petalis basi glabris differt.

Кустарник 1—3 м выс. Ветки голые, бородавчатые; ветви, несущие цветки, тонкие и короткие. Листья остающиеся, кожистые, эллиптические или продолговатые, на верхушке заостренные или острые, реже туповатые, при основании оттянутые, 1.7—3 см шир., 5—7 см дл., с обеих сторон голые, по краю зубчатые; боковых жилок 7—8 пар, снизу едва выдающихся; черешок полувальковатый, сверху желобчатый, вначале опушенный, позднее оголяющийся. Соцветия многоцветковые, верхушечные, 3—12 см в диам.; оси второго порядка голые, тонкие; цветоножки 1—2 мм дл., голые. Прицветнички маленькие, опадающие, по краю волосистые. Цветки 1—3 мм в диам., белые; трубка чашечки кубарчатая, снаружи голая, ее зубцы треугольные, около 1—1.5 мм дл., по краю голые. Лепестки округлые, 2—3 мм дл., на верхушке закругленные, коротконоготковые, голые. Тычинки в числе 15—20, голые. Завязь полунижняя, двугнездная, на верхушке мохнатая; столбиков 2, при основании сросшихся; рыльце сплюснутое, на верхушке головчатое, более или менее волосистое.

Родство. От ближайших видов *P. davidsonia* Rehd. et Wils. и *P. glabra* (Thunb.) Maxim. отличается голой снаружи трубкой чашечки и голыми у основания лепестками.

Описанный вид принадлежит к ряду *Serrulatae* Kuan секции *Photinia.*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Ленинградский
химико-фармацевтический институт.

Получено 30 XI 1979.

УДК 005 : 576 : 16 : 582.734 (571.65)

А. П. Хохряков

ДВА НОВЫХ ВИДА РОДА *POTENTILLA (ROSACEAE)* С ЮГА МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ

A. P. KHOKHRYAKOV. TWO NEW SPECIES OF THE GENUS *POTENTILLA (ROSACEAE)* FROM THE SOUTH OF THE MAGADAN DISTRICT

1. **Potentilla rupifraga Khokhr. sp. nov.** (рис. 1). Planta perennis, rosulata. Radix crassus, lignosus, multiceps. Caules vulgo in numero 3—5, adscendentes, 10—15 cm alt., basi residuis foliorum emortuorum instructi, una cum petiolis et pedicellis pilis intricatis appressis et patulis tecti. Folia radicalia et caulina inferiora tridyma, stipulis membranaceis cum petiolo (5—10 cm lg.) alte connatis; foliola terminalia ovata, apice rotundata, ad basin angustata, ad 1/3—1/6 incisa, ab utroque latere denticulis in

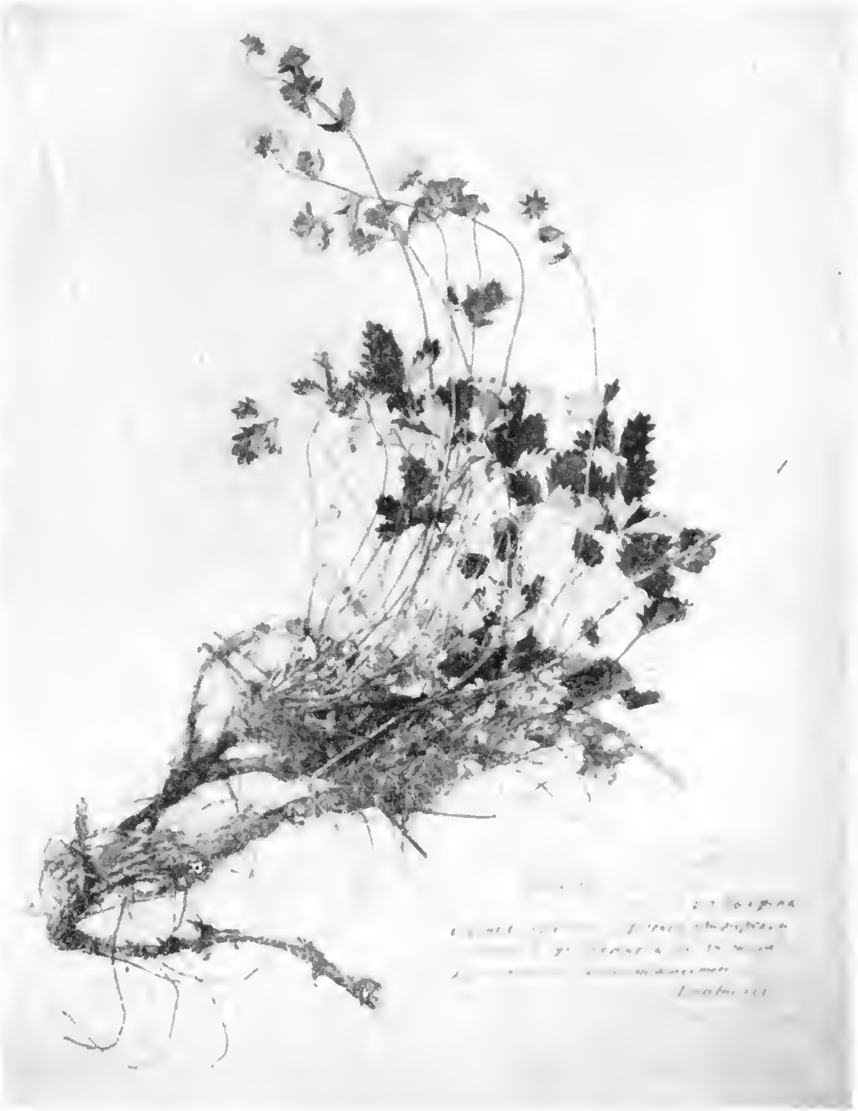


Рис. 1. *Potentilla rupifraga* Khokhr., паратип.

numero 4—8 triangularibus acutiusculisque, margine revoluta, coriacea, supra nitentia, viridia, levia vel vix rugosa, glabra vel subglabra (sparse pilosa), infra costate nervosa, argenteo-tomentosa et praeterea secus nervos pilis longis appressis tecta; foliola foliorum caulinorum superiorum parva, tridentata, stipulis longis. Inflorescentia 3—10-flora, umbellato-corymbosa. Flores 1.5—2.5 cm in diam. Hypanthium dense pilosum. Sepala exteriora costata, elliptica, 3 mm lg., 1.5 mm lt., interioribus ovato-triangularibus acutatis (5 mm lg., 3 mm lt.) breviora. Petala aurea, sepalis longiora, late cordato-obovata, apice vix sinuata, nervosa, nervis aurantiacis, 7—11 mm lg., 1—1.5 cm lt. Stamina 5 mm lg., in numero ca. 20. Achenia vix nervosa.

Habitat ad rupibus litoralibus maris Ochotensis in regione Magadanensi.

Typus: In vicinitate opp. Magadan, rupes maritimae litoris australis peninsulae Staritzkii, 17 VI 1977, A. P. Khokhrjakov, G. L. Antropova (MHA, isotypus LE).

Affinitas. A affini *P. villosa* Pall. foliis coriaceis supra levibus et glabris infra argenteo-albis, caulibus adscendentibus et inflorescentia multiflora bene differt.

Растение многолетнее, розеточное. Корень толстый, деревянистый, многоглавый. Стебли обычно в числе 3—5, восходящие, 10—15 см выс., окруженные в основании остатками отмерших листьев, вместе с черешками и цветоножками опушены спутанными прижатыми и отстоящими волосками. Прикорневые и нижние стеблевые листья тройчатые, с перепончатыми прилистниками, высоко сросшимися с черешком (5—10 см дл.); верхушечные листочки яйцевидные, на верхушке закругленные, к основанию суженные, с каждой стороны надрезанные на $^{1}/_{3}$—$^{1}/_{6}$ на 4—8 треугольных приостренных зубчиков, по краям завороченные, кожистые, сверху блестящие, зеленые, гладкие или едва морщинистые, голые или почти голые (рассеянно-волосистые), снизу ребристые благодаря выдающимся жилкам, серебристо-войлочные и, кроме того, вдоль жилок покрыты длинными прилегающими волосками; листочки верхних стеблевых листьев мелкие, трехзубчатые, с длинными прилистниками. Соцветие 3—5-цветковое, зонтиковидно-щитковидное. Цветки 1.5—2.5 см в диам. Гипанций густоволосистый. Внешние чашелистики ребристые, эллиптические, 3 мм дл., 1.5 мм шир., короче внутренних яйцевидно-треугольных заостренных (5 мм дл., 3 мм шир.). Лепестки золотистые, длиннее чашелистиков, широкосердцевидно-обратнояйцевидные, на верхушке едва вырезанные, с оранжевыми жилками, 7—11 мм дл., 1—1.5 см шир. Тычинки 5 мм дл., примерно в числе 20. Семянки с едва заметными жилками.

Обитает на прибрежных скалах Охотского моря в Магаданской обл.

Тип: Окр. г. Магадана, приморские скалы южного берега п-ова Старицкого, 17 VI 1977, А. П. Хохряков, Г. Л. Антропова (МНА, изотип LE).

Родство. От родственной *P. villosa* Pall. хорошо отличается кожистыми, сверху гладкими и голыми, снизу серебристо-белыми листьями, восходящими стеблями и многоцветковым соцветием.

Лапчатка скальноломкая довольно обычна в районе Магадана и по всему Охотскому побережью от западной границы Магаданской обл. до п-ова Кони. Собирают ее здесь довольно давно, но высокорослые ее экземпляры смешиваются с *P. arenosa* (Turcz.) Jnz., а низкорослые — с *P. uniflora* Ledeb. От первой наш новый вид хорошо отличается кожистыми, блестящими сверху листочками, а от второй — более крупными листочками, надрезанными на меньшую глубину и с меньшим числом зубцов, а от обеих — сильно выдающимися снизу жилками.

2. Potentilla pulviniformis Khokhr. sp. nov. (рис. 2). Planta pulvinata, acute aspera. Caudex stipularum petiolorumque emortuorum reliquiis rufis et brunneis tectus. Caules ad 7 cm alt., in numero 1—3, subscaposi, vix foliosi, uni-, raro biflori, pilis longis intricatis dense vestiti. Folia caudicalia tridyma, stipulis membranaceis rufis cum petiolo dimidio connatis; dentes stipularum longe acuminati, 5 mm lg., margine ciliati; petioli foliorum 1—2 cm lg., simul cum laminis foliolorum, pedicellis et sepalis pilis longis setosis basi tuberculatis tecti; foliola terminalia obovata, subsessilia, 3—5 mm lt. et lg., subdimidio incisa, ab utroque latere denticulis in numero 3—4 linearibus acutis antrorsum directis; foliola lateralia sessilia, asymmetica; folia caulina parva, vulgo tridentata, 5—7 mm lg., 2—3 mm lt., stupilis magnis. Hypanthium 7—8 mm in diam., setosum et glandulosum. Sepala exteriora anguste ovata, acuta, carinata, utrinque dense setosa, interiora ovata-triangulata, acuta, extra setosa, intus glabra, apice et margine leviter tomentosa. Torus setosus, conicus. Petala ignota. Stamina in numero ca. 20. Achenia glabra, levia.

Typus. Regio Magadanensis, distr. Omolenensis, 140 km ad austro-orientem ab opp. Omolon, in systemate fluminis Kegali, in cursu medio fluminis Avlandja, in declivibus saxosis siccis, 5 VIII 1976, A. P. Khokhrjakov (MHA, isotypus LE).

Affinitas. *P. asperrimae* Turcz. fortasse affinis, sed habitu pulvinato, dimensionibus partium omnium plantae multo minioribus et pubescentia glandulosa multo sparsiore bene differt.

Растение подушковидное, острошероховатое. Каудекс покрыт рыжими и коричневыми остатками прилистников и черешков. Стебли до 7 см выс.,

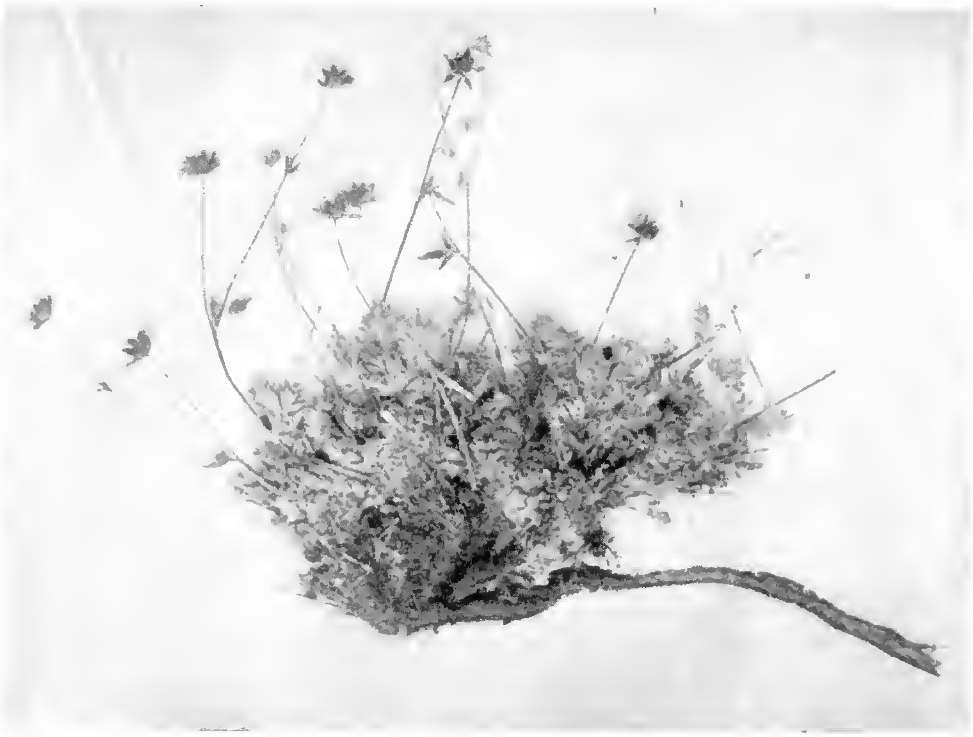


Рис. 2. *Potentilla pulviniformis* Khokhr., изотип.

в числе 1—3, почти стрелковидные, едва облиственные, одно-, редко двухцветковые, густо покрытые длинными спутанными волосками. Листья каудекса тройчатые, с рыжими перепончатыми прилистниками, сросшимися с черешком наполовину; зубцы прилистников длиннозаостренные, 5 мм дл., по краям реснитчатые; черешки листьев 1—2 см дл., вместе с пластинками листочков, цветоножками и чашелистиками покрыты длинными, щетинистыми, в основании бугорчатыми волосками; верхушечные листочки обратнояйцевидные, почти сидячие, 3—5 мм шир. и дл., с каждой стороны надрезанные почти наполовину на 3—4 линейных, острых, вперед направленных зубчика; боковые листочки сидячие, асимметричные; стеблевые листья мелкие; обычно трехзубчатые, 5—7 мм дл., 2—3 мм шир., с крупными прилистниками. Гипанций 7—8 мм в диам., щетинистый и железистый. Внешние чашелистики узкояйцевидные, острые, килеватые, с обеих сторон густощетинистые, внутренние яйцевидно-треугольные, острые, снаружи щетинистые, изнутри гладкие, у верхушки и по краям слегка войлочные. Цветоложе коническое, щетинистое. Лепестки неизвестны. Тычинки, вероятно, в числе 20. Семянки голые, гладкие.

Тип: Магаданская обл., Омолонский округ, 140 км к юго-востоку от пос. Омолон, в бассейне р. Кегали, по среднему течению р. Авланди, на сухих каменистых склонах, 5 VIII 1976, А. П. Хохряков (МНА, изотип LE).

Родство. Родствен, вероятно, *P. asperrima* Turcz., но хорошо отличается от этого вида подушковидным обликом, более мелкими размерами всех частей растения и гораздо более редким железистым опушением.

На родство лапчатки подушковидной с *P. asperrima* указывают характер опушения (особенно наличие щетинистых волосков, сидящих на бугорках, и форма железок), а также существование переходных биоморф. *P. asperrima*, растущая в неблагоприятных условиях, сильно уменьшается в размерах, стебли ее становятся малоцветковыми и малолистными, т. е. стрелковидными.

Тем не менее морфологический гиатус между двумя видами остается весьма значительным, так как настоящих подушковидных форм *P. asperrima* никогда не образует и не бывает столь мелких размеров, как *P. pulviniformis.* К тому же первый из этих видов отсутствует в бассейне Омолона, а второй — Колымы.

Институт биологических проблем Севера
ДВНЦ АН СССР,
Магадан.

Получено 25 V 1978.

ТОМ 65 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1980, № 9

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : (581.84+581.4)

А. Е. Васильев, Н. С. Воронин, А. Г. Еленевский, Т. И. Серебрякова. Ботаника. Анатомия и морфология растений. Учебное пособие для биологических специальностей педагогических институтов. М., Просвещение, 1978, 478 с., 364 рис. Т. 50 000

V. G. MICHURIN. *A. E. VASSILYEV, N. S. WORONIN, A. G. ELENEVSKY, T. I. SEREBRYAKOVA.* BOTANY. ANATOMY AND MORPHOLOGY OF PLANTS. A MANUAL. 1978

В век научно-технического прогресса, интенсивного использования природных ресурсов, небывалого по масштабам и все возрастающего воздействия человека на растительный мир вместе со многими другими встает задача и существенного совершенствования ботанической подготовки будущих учителей биологии. Жизнь требует готовить таких специалистов, которые не только хорошо знали бы строение, эволюцию, разнообразие, распространение растений и их сообществ, но и были бы вооружены глубокими знаниями о материальной и духовной ценности растительного мира, его использовании, закономерностях развития в норме и под воздействием антропогенных факторов, умели привить школьникам интерес к научным основам его рационального использования, охраны и обогащения.

Новая «Программа педагогических институтов» (1977) значительно повысила требования к научной и профессионально-педагогической подготовке учителей биологии. Но претворение ее в жизнь было связано с большими трудностями, вызванными в первую очередь отсутствием удовлетворительного учебного пособия по анатомии и морфологии растений. Учебник ботаники Л. И. Курсанова и др. (1966), несмотря на его определенные научные достоинства, не отражает ряда важных современных тенденций развития науки и по структуре далеко не соответствует программе.

Анализ рецензируемого пособия вызывает уверенность, что оно оправдает большие надежды, возлагаемые на него преподавателями педагогических вузов. Написанное ведущими специалистами в своей области, оно имеет большие достоинства как в научном, так и в научно-методическом отношениях. Материал изложен в нем глубоко, на современном научном уровне. Усовершенствована по сравнению с учебником Курсанова и др. (1966) структура курса: анатомический и морфологический материал объединен в темах, посвященных изучению органов растений, что устранило дублирование и разобщенность их описания. От описания органов авторы переходят к рассмотрению их систем, а от них — к строению целого растительного организма, что имеет огромное образовательное, мировоззренческое и практическое значение.

В книге имеются Предисловие, Введение, в котором рассматриваются место и роль растений в природе, их значение, вопросы охраны растительного мира, характеризуются основные разделы ботаники и дается краткая история ее развития. В книге 8 глав: I. Растительная клетка; II. Основные направления морфологической эволюции растений. Эволюционное возникновение вегетативных органов и тканей; III. Ткани; IV. Семя, зародыш и проросток. V. Корень и корневые системы; VI. Побег и система побегов;

VII. Экологические группы и жизненные формы растений; VIII. Воспроизведение и размножение растений. Имеется предметный указатель.

В соответствии с новой «Программой педагогических институтов» (1977) и с учетом последних достижений науки в пособие введен ряд важных морфологических понятий: онтогенез и тотипотентность клеток, гетеробатмия, многофункциональность тканей и органов, пограничные ткани, обновление корней в корневых системах, побег как основной орган растения, почки и побеги обогащения, элементарный побег, система побегов и их развитие в онтогенезе, габитуальный тип нарастания побеговой системы (акро-, мезо-, базитония), каудекс, морфолого-онтогенетические типы корневищ (эпи- и гипогеогенных), тирзоидные соцветия, жизненные формы растений и их классификация, большой жизненный цикл и его периодизация и др.

Удачно отобрана терминология курса, отражающая важнейшие морфологические понятия и в то же время свободная от узкоспециальных терминов. В основном достигнуто оптимальное соотношение фактов и обобщений. Текст снабжен многочисленными оригинальными и заимствованными из советских и зарубежных работ рисунками, а также таблицами, схемами. Часть их использована в оригинале, например схема эволюции типов нодальной структуры А. Л. Тахтаджяна; часть несколько видоизменена, например схемы форм листьев, расчленения листовой пластинки простого листа, мегаспорогенеза и мегагаметогенеза у покрытосемянных; часть разработана специально для пособия, например классификация типов циклов воспроизведения растений.

В образовательном и воспитательном отношениях весьма ценно то обстоятельство, что рассмотрение различных структур (органоидов клетки, клеток, тканей, органов, систем органов) и целого растительного организма проводится в пособии многопланово, в разных аспектах: описательном, функциональном, онтогенетическом, экологическом, эволюционном, природоохранительном (хотя и с неодинаковой полнотой в разных темах). Такое сочетание различных аспектов трактовки материала в учебной дисциплине педагогического вуза, на наш взгляд, обязательно и должно быть принято в качестве принципов ее построения, обеспечивающих эффективность обучения предмету (Мичурин, 1978).

Широкое использование авторами функционального и онтогенетического аспектов сделало ясным описание сложного строения различных структур растительного организма, показало значение многочисленных особенностей их строения, вскрыло динамику (происхождение, развитие, размножение) структур, процессы становления, возобновления органов и их систем. Последовательно примененный онтогенетический подход трактовки материала перешел в новую дидактическую категорию — стал выполнять интегрирующую функцию дисциплины, явился логическим стержнем описания строения растений от зародыша и его развития к органам и системам органов, а от них — к жизненным формам растений. При этом сложное строение органов, их систем и организмов в целом стало выступать для изучающих предмет не как что-то самодовлеющее и трудно понимаемое, а как процесс естественного развития, познание которого вызывает интерес. Все авторы пособия придерживаются онтогенетического подхода, особенно Т. И. Серебрякова, в течение многих лет успешно применяющая и совершенствующая его в лекционном курсе. Интересны и частные «выходы» онтогенетического и функционального подходов. Так, вопрос о соотношении побега и ствола дерева в свете этих аспектов решается авторами пособия просто и убедительно: если за основной побег мы принимаем ассимилирующий, то ствол и сучья выступают как специализированные побеги, выполняющие опорную, проводящую и запасающую функции. С точки зрения этих подходов описание соцветий логичнее было бы поместить не после раздела «Плоды», а за разделом «Опыление растений».

Отражен в определенной мере эволюционный аспект. Уже в главе «Растительная клетка» рассматривается эволюционно древний (прокариотический) и подвинутый (эукариотический) типы клеток. Хороший материал по эволюционной морфологии содержит глава «Основные направления морфологической эволюции растений. Эволюционное возникновение вегетативных органов и тканей», а также другие главы, освещающие строение тканей, вегетативных и репродуктивных органов, где рассматриваются вопросы эволюции проводящих тканей, эволюционного возникновения корня, древний дихотомический тип ветвления корней у плаунообразных, эволюция нодальных структур, стели, циклов воспроизведения растений, некоторые вопросы эволюции цветка, плодов. Тем не менее эволюционный аспект в некоторых разделах можно было бы усилить (например, в вопросе эволюции соцветий).

Не обойден экологический и эколого-географический аспекты. Вопросы экологии рассматриваются в специальном разделе «Влияние внешних факторов на форму растений» (гл. VII). Экологических сведений в нем для ботаники относительно много, но они непосредственно не связаны с описанием клетки, тканей, органов, что несколько обедняет основной текст, уменьшает возможности установления связи теории с практикой.

Отражены в пособии также вопросы использования и охраны растительного мира: специально они рассматриваются во «Введении», затрагиваются в различных главах. Но систематическое их изложение, к сожалению, еще не включается в вузовские курсы ботаники. Оно потребовало бы освещения четырех групп природоохранительных понятий: о роли растений в биосфере, о значении растительного мира в жизни человека и его использовании человеком, о естественно-научных основах охраны растительного мира, об оптимизации взаимоотношений человека с растительным миром (Мичурин, 1977). В морфологии растений понятия о научных основах охраны растительного мира включают закономерности охраны растений на организменном уровне. Они могут быть установлены на основе знания: а) биологической роли различных структур и влияния повреждений их на жизнь целого растительного организма; б) устойчивости тех или иных структур к различным антропогенным воздействиям; в) восстановительных возможностей, размножения и распространения растений при тех или иных повреждениях или на фоне определенного антропогенного пресса в зависимости от особенностей строения, нарастания побеговых и корневых систем, онтогенеза растения. Большой заслугой авторов является то, что они включили в пособие ценный материал о биологической роли структур, об онтогенезе и жизненных формах растений, который выступает в качестве важнейших опорных природоохранительных понятий. В перспективе необходимо освещать закономерности охраны растений различных жизненных форм и экологических групп.

Кроме указанных выше достоинств, можно было бы отметить и другие. Безусловно, это лучшее пособие по анатомии и морфологии растений для педагогических институтов, изданное до сих пор в нашей стране. Оно принесет пользу не только как учебное, но и как научное, справочное и научно-методическое пособие студентам и преподавателям вузов, учителям школ. Очевидно, вскоре возникнет нужда в его переиздании. В связи с этим необходимо высказать еще некоторые пожелания и замечания.

В соответствии с расположением материала по уровням организации в возрастающей сложности — от клеточного до организменного, а также принципом К. П. Ягодовского синтез—анализ—синтез (Мичурин, 1978) логично было бы завершить описание строения растений главой об их индивидуальном развитии и жизненных формах, а не помещать этот материал ранее главы «Воспроизведение и размножение растений». Кроме того, в начале курса перед главой «Растительная клетка» целесообразно дать небольшое введение методического характера, в котором следует показать задачи, основное содержание и особенности построения курса, а также значение изучения каждого уровня и в разных аспектах. При описании всех структур важно усилить использование принципа историзма, отразив основные этапы становления в науке важнейших морфологических понятий. Необходимо включить в пособие список или списки (желательно к каждой главе) рекомендуемой литературы.

Полезно дополнить пособие такими вопросами, как осмотическое давление и его величины, сосущая сила, биологическая классификация соцветий (по В. В. Письяуновой), ввести термины «кустовидное дерево», «фрага» (плод земляники) и некоторые другие. Важно уточнить формулировки понятий «клетка», «пластиды», «митохондрии», «цветок», «соцветие», «плод», «жизненная форма», использовав при их определении структурно-функциональный и структурно-онтогенетический критерий с опорой на более общие понятия. Например, хорошо было бы начать раздел «Плоды» не с такого расплывчатого определения, как «Плод — характернейший орган покрытосемянных растений. Он образуется в результате тех изменений, которые происходят в цветке после оплодотворения» (с. 441), а с определения типа: «Плод — орган покрытосемянных, возникающий из цветка и служащий для формирования, защиты и распространения семян» (по Н. Н. Кадену). Желательно дать определение ботаники не только как науки «о растениях, их строении, жизнедеятельности, распространении и прочих особенностях» (с. 4), а как науки о строении, жизнедеятельности, разнообразии, распространении, систематике и эволюции растений и их сообществ, об использовании и охране растительного мира.

Преимущественно в главе VII, начиная с раздела «Строение, функции и происхождение цветка», встречаются повторения, длинноты, чисто аналитические описания, ведущие к сужению, обеднению некоторых понятий (например, понятие об открытых и закрытых соцветиях рассматривается лишь при описании отдельных видов соцветий), что несколько снижает в целом высокий научный уровень изложения материала.

В целях повышения научной информативности в текст пособия желательно ввести в небольшом объеме латинские названия важнейших структур растительного организма (клетка, ткань, семя, корень, побег, стебель, лист, цветок, плод и некоторые другие).

Существенные конструктивные новшества, внесенные авторами в учебное пособие, безусловно не могли сразу решить всех проблем, выдвигаемых жизнью: они слишком сложны и требуют проведения специальных морфологических, природоохранительных и научно-методических исследований. Но некоторые из них получили уже достаточную научную базу, методическое обоснование и «стучатся» в программу и учебник. Так, исходя из теории биологической организации, и в частности задач развития советской ботаники, указанных в свете этой теории академиком Е. М. Лавренко (1965), а также требований коренного улучшения природоохранительной подготовки студентов, становится очевидным, что теоретический курс ботаники в вузе должен освещать все основные уровни организации растительного мира, включая популяционно-видовой и ценотический. Изучение популяций целесообразно поставить на I курсе, что обеспечивало бы близкую временную связь их познания с такими понятиями, как возрастные состояния и жизненные формы растений, позволило бы уже на первой полевой практике приобщить студентов к осознанной практической работе по их изучению и создало бы возможность освещения ряда вопросов систематики растений не только на организменном, но и на популяционно-видовом уровне. В связи с этим хорошо было бы в новое издание пособия (оно при некоторой доработке заслуживает категории учебника) ввести главу о популяциях растений, а Т. И. Серебряковой как руководителю большой школы популяционно-онтогенетических исследований, сделавшей крупные обобщения, реализовать это пожелание.

В заключение хочется поблагодарить авторов за большой и плодотворный труд, давший студентам и преподавателям вузов хорошее современное пособие по общей ботанике, и пожелать им новых успехов в его совершенствовании.

ЛИТЕРАТУРА

Курсанов Л. И., Н. А. Комарницкий, В. Ф. Раздорский, А. А. Уранов. (1966). Ботаника, т. 1. Анатомия и морфология растений. М. — Лавренко Е. М. (1965). Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова. В кн.: Проблемы современной ботаники, т. 2. М.;

Л. — Мичурин В. Г. (1977). О системе и формировании природоохранительных понятий в курсе ботаники. В кн.: Подготовка учителя к природоохранительной работе с учащимися. М. — Мичурин В. Г. (1978). Основные направления совершенствования содержания теоретического курса анатомии и морфологии растений. В кн.: Совершенствование подготовки учителей биологии и химии в системе заочного обучения. Саратов. — Программы педагогических институтов. (1977). Ботаника (для биологических специальностей). М.

В. Г. Мичурин.

Саратовский государственный
педагогический институт.

Получено 25 IX 1979.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.17.1 : 58.01/.02

А. М. Силаева. Структура хлоропластов и факторы среды. Киев, Наукова думка, 1978, 204 с., 30 рис. в тексте и 52 таблицы микрофотографий. Ц. 2 р. 90 к.

YU. V. GAMALEY. *A. M. SILAEVA.* THE CHLOROPLAST STRUCTURE AND ENVIRONMENTAL FACTORS. 1978

Изучение структуры и функции хлоропластов — едва ли не наиболее важное направление развития экспериментальной ботаники. Исследования в этом направлении и в мировой, и в отечественной науке приобретают с каждым годом все больший размах. 1978 год ознаменовался выходом в свет сразу нескольких отечественных монографий, подводящих в какой-то степени итог многолетним исследованиям в этой области. Среди этих публикаций видное место занимает книга сотрудника лаборатории биохимии фитосинтеза Института физиологии растений АН УССР А. М. Силаевой «Структура хлоропластов и факторы среды». Книга представляет собой обзор современных данных по всем вопросам структурной организации хлоропластов, дополненный оригинальным авторским материалом. Она включает «Введение», 4 главы, «Заключение» и «Приложение» в виде 52 таблиц иллюстраций.

Первая глава знакомит читателя с общими сведениями о структуре хлоропластов высших растений и содержит описание всех структурных компонентов хлоропласта. Описание иллюстрировано удачно подобранными схемами и рисунками, облегчающими понимание особенностей пространственной организации хлоропластных структур. В этой же главе обсуждаются структурные взаимосвязи хлоропластов с цитоплазмой и другими клеточными органеллами.

Вторая глава посвящена разнообразию форм хлоропластов. В ней подробно разбираются особенности структуры хлоропластов у разных таксонов, в разных тканях и органах в связи с различной экологией. На конкретных примерах показаны границы полиморфности и полифункциональности хлоропластов.

В третьей главе обсуждаются данные и гипотезы о филогенезе и онтогенезе хлоропластов. Много внимания уделено обсуждению симбиотической гипотезы происхождения клеточных органелл, но, к сожалению, автор не высказывает своего собственного мнения по этому вопросу. Далее довольно подробно изложены данные о размножении, росте и старении хлоропластов; показано, что и по этим вопросам среди специалистов пока существуют серьезные разногласия.

Четвертая глава посвящена закономерностям адаптации хлоропластов к конкретным экологическим факторам. Эта глава (самая большая по объему) представляет особенную ценность и в связи с тем, что в ней преобладает оригинальный авторский материал, и из-за важности обсуждаемых вопросов для разработки проблем адаптации растений и охраны окружающей среды. Своими обстоятельными наблюдениями А. М. Силаева вносит ясность в многолетнюю дискуссию о специфичности реакций клетки на воздействие факторов внешней среды. Ею показано, какие из отклонений от нормы и в каких пределах вызывают специфические реакции хлоропластов, какие — неспецифические. Представляется, что этот раздел книги — первая в отечественной литературе полная сводка информации о реакциях хлоропластов на самые разнообразные экологические факторы и экспериментальные воздействия. Вклад автора в разработку этой важнейшей темы велик и может служить хорошей основой для решения целого ряда актуальных вопросов взаимоотношений растений и среды.

Книга А. М. Силаевой предназначена для широкого круга научных работников (цитологов, физиологов, биохимиков), для преподавателей, аспирантов и студентов. Особенно полезной она может быть для специалистов, работающих над проблемой повышения продуктивности растений, а также над комплексом проблем охраны окружающей среды.

Ю. В. Гамалей.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 IV 1979.

УДК 019.941 : 002.01 : 252.33

Проблемы освоения пустынь, № 1. Ашхабад, «Ылым», 1978

B. M. MIRKIN. (*A REVIEW*). PROBLEMS IN DESERT DEVELOPMENT, No. 1. 1978

Любой научный журнал — издание тематическое, однако невозможность узкой специализации профиля журнала ведет к тому, что эта тематичность ограничена. Периодически многие журналы для отдельных выпусков идут на сужение проблематики, фактически превращая такие номера в тематические сборники. Рецензируемый номер журнала «Проблемы освоения пустынь» — именно такой тематический сборник, посвященный некоторым итогам работы пустынно-степного стационара Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР и результатам маршрутных исследований аридной части Монголии. Таким образом, этот номер журнала продолжает серию работ по тематике «Биологические ресурсы и условия Монгольской Народной Республики», в которой ранее были опубликованы монографии А. А. Юнатова, А. В. Калининой и несколько интересных сборников статей.

Сразу заметим, что рецензируемый сборник-журнал относится к числу наиболее удачных публикаций экспедиции и это во многом определяется помещенной в нем статьей Е. М. Лавренко «О растительности степей и пустынь Монгольской Народной Республики» (с. 3—19).

Наряду с А. А. Юнатовым академик Е. М. Лавренко может быть причислен к классикам изучения растительности МНР, в работах которого всегда отражается особенность его как ботанико-географа широкого профиля. Главная заслуга Е. М. Лавренко как исследователя растительности МНР в том, что ему удалось показать растительность этой уникальной в ботанико-географическом отношении страны на широком фоне растительности Евразии, и в особенности ее аридных и субаридных областей. Именно это сопоставление растительности МНР с другими районами Евразии, в первую очередь с ее аналогами в Казахстане, позволяет увидеть специфику территории и подобрать для ее объяснения соответствующие факты из климатологии, почвоведения и др. Широкая эрудиция Е. М. Лавренко в различных областях смежных наук позволяет ему осуществлять синтез на самом высоком уровне. Безусловно, среди таких синтетических работ статья в рецензируемом выпуске журнала — один из лучших образцов.

Статья Лавренко, несмотря на небольшой объем, носит монографический характер и отличается завершенностью формы и содержания. Статья разбита на ряд разделов. В первом разделе «Положение МНР в зональной системе внетропической Евразии» обсуждается достаточно новое для ботанической географии положение о системах зон и подзон, т. е. неких меридиональных вариантах широтной зональности, которых автор для внетропической Евразии выделяет семь, при этом Монголия входит в состав Восточносибирско-Центральноазиатской экстраконтинентальной системы. Особенностью этой системы является зимний антициклон, наиболее обширный в мире. Этот антициклон обусловливает низкие температуры в зимние месяцы, которые контрастируют с жарким летом, и специфику зонального ряда смен растительности с севера на юг.

Второй раздел «Некоторые основные черты растительности степей и пустынь МНР» является центральным. Лавренко вслед за Юнатовым делит Монголию на три различающиеся части, которые, по терминологии автора статьи, носят название Евразиатской таежной, Евразиатской степной, Азиатской пустынной. Лавренко дает краткую характеристику структуры и видового состава степных и пустынных сообществ, особое внимание уделяя описанию доминантных злаков, которые выступают в роли основных строителей фитоценозов. В зональном ряду смен степей и пустынь автором различаются луговые (тырсово-нителистниковые), типичные (разнотравно-змеевково-тырсовые и змеевково-тырсовые), пустынные степи (отмечается связующая сухие и пустынные степи полоса второго порядка, которая в статье Е. И. Рачковской носит название «опустыненные степи»). Вопрос о месте пустынных степей в ряду степи—пустыни достаточно дискуссионен. Юнатов понимал пустынные степи очень широко и включал в их состав многие сообщества с достаточно существенным участием пустынных кустарников, полукустарников, полукустарничков и солянок. Е. М. Лавренко соглашается с Е. И. Рачковской, которая «вывела» значительную часть таких сообществ из степного типа растительности и переместила их в пустынный тип как более соответствующий им по эколого-географическим и биоморфологическим характеристикам. В то же время Е. М. Лавренко возражает Б. Дашняму, который в силу сходства почв и флоры пустынных степей и остепненных пустынь относит пустынные степи целиком не к степному, а к пустынному типу растительности. По всей вероятности, взгляды Дашняма не могут быть противопоставлены точке зрения Лавренко и Рачковской, так как будучи в вопросах классификации ортодоксальнейшим сторонником доминантной концепции в схеме районирования Дашням стихийно сомкнулся со сторонниками флористико-социологического направления Браун-Бланке и в основу проведения границы между степями и пустынями положил не биоморфологический, а флористический принцип. Если граница, проведенная Лавренко, соответствует смене доминантной жизненной формы (плотнокустовые злаки и луки, кустарники и кустарнички), то граница Дашняма — смене общего характера флористического состава. Большинство видов пустынных степей внедрнется под разреженный полог древесных растений остепненной пустыни, что делает сходство их флор очень существенным. В то же время виды пустынных степей заходят в полосу сухих степей лишь самым краем своего ареала, формируя сообщества, которые Рачковская называет опустыненными степями. Таким образом, оба подхода, и физиономический, и флористический, имеют свои «за» и «против» и скорее дополняют, чем противоречат друг другу. Перед нами интересный случай «раскоррелированности» флористических и физиономических признаков. Чаще типы растительности и соответствующие им биомы имеют четкие флористические различия.

Чрезвычайно интересен сравнительный анализ особенностей степей Монголии и Казахстана, который Лавренко дает в форме наглядной таблицы и в текстовых комментариях к ней. Лавренко показывает викариантное по отношению к типчаку положение змеевки в степях МНР и «свертывание» явлений смены аспектов, которые здесь в силу особенностей климата выражены несравненно беднее, чем в степях Причерноморско-Казахстанского типа. Зональные закономерности пустынной растительности автор статьи рассматривает в соответствии со схемой Рачковской, разделяющей остепненные, типичные, аридные и экстрааридные пустыни, сменяющие друг друга, по градиенту нарастания водного дефицита.

Раздел «Некоторые черты экологии растений пустынь и степей МНР» является обобщением результатов стационарных исследований, которые выполнялись на стационарах экспедиции. Основная идея этого раздела — широкое развитие лабильности биоморфологии и водного режима в зависимости от погодных условий года и способность не только пустынных, но и степных растений впадать в длительные периоды покоя (до нескольких лет), чтобы «ожить» при наступлении благоприятных условий. Как пишет Whittaker (1975), в этом случае мы имеем так называемый L-отбор, когда выживание в периоды экстремумов достигается за счет перехода в неактивные стадии. R. Whittaker иллюстрирует формы L-отбора в основном однолетниками, переживающими засуху в фазе семени. Центральноазиатские пустыни и экстремальные варианты степей — пример L-отбора многолетников.

Статью заключает небольшой раздел «Основные направления в дальнейшем изучении степей и пустынь МНР», где Лавренко считает целесообразным большее внимание уделить так называемому котловинному эффекту, в особенности важному для страны с таким сложным рельефом, как Монголия. Предстоят работы по дальнейшему углублению и расширению эколого-физиологических и биоморфологических исследований, по введению в культуру ценных кормовых растений естественных сообществ, что предлагается решать на основе популяционного анализа с целью отобрать наиболее ценные популяции.

Последующие статьи, публикуемые в номере, подкрепляют основные положения Лавренко и потому мы можем рассмотреть их вкратце. И. А. Береснева и Е. И. Рачковская в статье «К вопросу о факторах зональности в южной части МНР» (с. 19—29) иллюстрируют опыт комплексирования работы ботанико-географа и климатолога. В целом опыт успешен, но в статье слишком очевидно, что участие авторов носит в некотором роде формальный характер. Читателю сразу ясно, какие из страниц писал какой автор, причем ботанико-географическая часть написана лучше, чем климатологическая. Авторам удалось подтвердить вывод А. Г. Исаченко, что зональную смену определяет баланс тепла и влаги. Т. К. Гордеева и К. И. Анисимова в статье «Фитомасса и химический состав растений пустынно-степных сообществ Монголии» (с. 29—37) показывают особенности структуры и биохимических качеств травостоев пустынных степей, где значительные фракции живой и мертвой биомассы концентрируются в подповерхностном слое почвы. Пустынно-степные растения отличаются высокой питательностью, причем связь динамики протеина с погодными условиями авторы установили только у луков.

Статья Т. И. Казанцевой «Опыт количественного анализа распределения растений подгорной равнины хр. Гурван-Сайхан (Северная Гоби)» (с. 38—42) — опыт градиентного анализа изменения численности основных компонентов пустынных степей в зависимости от высоты над уровнем моря в интервале 1100—1700 м, при котором происходит смена типичных пустынных степей их наиболее северными вариантами, близкими к опустыненным степям в понимании Рачковской. Казанцева установила моды численности и амплитуды распространения для разных видов и дала им экологические интерпретации, в целом соответствующие концепции континуума: все виды имеют индивидуальные распределения и изменение растительности вдоль градиента непрерывно, она представляет собой, таким образом, связанную условиями среды совокупность мозаик популяций.

И. В. Борисова и Ж. Санжид («О численности компонентов брахантемово-реомюриевого сообщества (Северная Гоби)», с. 42—51) приводят результаты трудоемких учетов динамики численности компонентов брахантемово-реомюриевого сообщества в период 1971—1974 гг. По амплитуде флуктуаций численности виды разбиты на пять групп от имеющих постоянную численность (кустарники и солянки) подобно *Nitraria sibirica*, *Salsola passerina*, *Convolvulus frutescens* с наименее развитой способностью к переходу в состояние покоя, т. е. с минимальным эффектом L-отбора, до видов, которые вегетируют только в наиболее благоприятные годы (*Rheum nanum*, *Allium anisopodium*, *Echinops gmelinii*).

З. Г. Беспалова («О цветении злаков сухих степей Монголии», с. 52—55) описала три группы видов по различиям суточной ритмики цветения.

И. С. Скалон и Б. Пуревдорж («Азотофиксирующие микроорганизмы, биомасса и продуктивность бактерий в пустынных степях Северной Гоби», с. 55—64) приводят во многом уникальные данные, из которых можно заключить, что в ризосфере доминирующих видов пустынных степей распространены свободноживущие азотофиксаторы *Clostridium pasteurianum* и азотобактер.

Н. И. Бобровская и Т. А. Попова («Сравнительная экофизиологическая и биолого-морфологическая характеристика *Allium polyrrhizum* Turcz., *A. mongolicum* Regel», с. 65—69) показали систему адаптации к условиям водного дефицита у изученных луков, которые способны терять листья, «экономно» отсасывая их влагу в покоящиеся органы, и быстро отрастать после засухи. Обсуждение адаптаций к аридным условиям Гоби продолжают Н. Н. Слемнев, Д. Болд, О. В. Заленский («Зависимость фотосинтеза растений Северной Гоби от интенсивности солнечной радиации», с. 70—77) и В. М. Свешникова («О водном режиме *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge в Северной Гоби и Каракумах», с. 77—79).

В. В. Кожемякин в статье «Изменение растительности на пороях грызунов в пустынно-степной полосе Монголии» (с. 80—85) описывает восстановительные сукцессии пустынно-степной растительности при зарастании сусликовин. Можно выразить сожаление, что автор, располагая данными о 300 объектах и разбив их на четыре возрастные группы, не пошел по пути использования статистических методов и количественно не описал закономерности восстановительной сукцессии хотя бы тем же методом, которым пользовалась Т. И. Казанцева.

Небольшое сообщение Ц. Даважамца «Способ производства и консервирования луков в пустынных степях и пустынях Монгольской народной республики» (с. 91) содержит информацию о перспективном для Монголии способе производства кормового брикета из измельченных пустынно-степных луков, которые отличаются поразительно высоким содержанием протеина (около 20%). Автор, долгие годы плодотворно изучающий и обобщающий традиционный опыт содержания скота у монголов-скотоводов, предлагает специальные аппараты «Таана» и «Тэжэл-2» на приводном электрическом двигателе. За лето в одной точке можно производить до 80 тонн высококачественного корма, который в 6 раз дешевле привозного сена и в 9 раз — комбикормов. «Узким» местом, однако, при производстве брикета остается крайне трудоемкий сбор лука вручную.

В журнале помещена также статья Л. Н. Медведева «Стационарные исследования энтомокомплексов аридной зоны Монголии» (с. 85—90) и хроника З. Г. Буевич и Р. В. Суховерко «Совместная Советско-Монгольская комплексная биологическая экспедиция (1970—1980)» (с. 92—96).

Редакция журнала «Проблемы освоения пустынь» проявила хорошую инициативу, познакомив своих читателей с некоторыми итогами работ экспедиции, которая вносит много нового в изучение природы пустынь и контактирующих с ними пустынных степей МНР.

ЛИТЕРАТУРА

Whittaker R. H. (1975). Communities and ecosistems. New York.

Б. М. Миркин.

Институт биологии
Башкирского филиала АН СССР,
Уфа.

Получено 24 VIII 1979.

ПИСЬМА В РЕДАКЦИЮ

УДК (044.1/.2)

ОТВЕТ НА РЕЦЕНЗИЮ В. Н. ВАСИЛЬЕВА «ОБ ОБРАБОТКЕ РОДА *BETULA* В КНИГЕ „АРЕАЛЫ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ СССР“»

O. A. SVIAZEVA. A REPLY TO THE REVIEW BY V. N. VASSILYEV «ON THE TREATMENT OF THE GENUS *BETULA* IN THE BOOK «AREAS OF THE TREES AND SHRUBS OF THE USSR»»

В ответ на рецензию В. Н. Васильева «Об обработке рода *Betula* в книге „Ареалы деревьев и кустарников СССР“, т. 1 (Л., «Наука», 1977)» (Бот. ж., т. 65, № 4, 1980, с. 602—604) мне хотелось бы привести некоторые цифры: в 1936 г., по данным «Флоры СССР», т. 5 (обработка О. И. Кузеневой), в СССР насчитывалось 40 видов рода *Betula*; в 1962 г. число видов этого рода в СССР возросло до 73 (С. Я. Соколов, О. А. Связева. География древесных растений СССР, 1965), из них 42 вида были известны только с территории СССР; к 1971 г. число видов рода *Betula* достигло 101 (С. К. Черепанов. Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX), 1973), а к 1980 г. — 117 (из них 54 вида описаны В. Н. Васильевым).

В 1941 г., по данным «Флоры СССР», т. 10 (обработка С. В. Юзепчука), в нашей стране произрастало 64 вида рода *Rosa* (из них 21 вид — эндемики СССР), в 1962 г. (по Соколову и Связевой) насчитывалось уже 165 видов (из них 115 эндемиков), а всего с 1941 по 1971 г. (Черепанов, 1973) было описано 180 видов этого рода, причем 47 видов описал В. Г. Хржановский, с 1971 по 1979 г. — еще 15 видов. Таким образом, число видов рода *Rosa* в СССР намного превысило 200.

С одной стороны, должно бы радовать, что при более детальном изучении флоры возрастает число описанных видов, но, с другой стороны, это заставляет задуматься: всегда ли систематики подходят с должной ответственностью к описанию новых видов? При составлении карт ареалов мы обнаружили множество видов, во-первых, известных пока только по типовому экземпляру; во-вторых, видов, морфологически чрезвычайно близких, не обособленных географически (не имеющих ареала) и не имеющих определенной экологической и фитоценотической приуроченности; в-третьих, видов, произрастание которых на территории СССР требует проверки. Целесообразно ли было включать эти виды в «Ареалы деревьев и кустарников СССР» и приводить иногда заведомо сомнительные данные?

К сожалению, мы располагаем очень немногими обстоятельными монографическими обработками для дендрофлоры СССР. Поэтому авторы издания «Ареалы деревьев и кустарников СССР», обрабатывая для него материалы, исходили из более умеренных позиций (кстати, именно такая точка зрения более всего соответствует запросам и интересам практики) и приняли обработку рода *Betula*, сделанную по нашей просьбе А. К. Скворцовым, а рода *Calligonum* — Ю. Д. Сосковым. Аналогичное положение в издании было и с родом *Rosa*: карты ареалов были составлены только для 84 видов, а 79 видов лишь упомянуты в примечаниях. Это произошло не потому, что мы не могли составить карты и для этих 79 видов, а потому что не было смысла это делать — эти виды не имеют ареала (виды, описанные В. Г. Хржановским, А. И. Галушко, О. Н. Дубовик, Г. Г. Гаджиевой и др.). Географическая определенность вида особенно четко вырисовывается при картировании ареалов и заставляет задуматься о правильности установления ранга таксона. Характерно, что во «Флоре Европы» (I. Klásterský. Flora Europaea, v. 2, 1968) не был принят ни один из вновь описанных в нашей стране видов рода *Rosa*, а 28 видов В. Г. Хржановского рассматриваются как синонимы давно существующих видов.

В отношении утверждения В. Н. Васильева «о вреде» нашего издания для народного хозяйства смею заметить, что вряд ли работники народного хозяйства без помощи систематиков когда-нибудь разберутся в 117 видах березы, 124 видах жузгуна, более 200 видах шиповника, указываемых для СССР, различение многих из которых является исключительно «секретом» авторов этих видов. К тому же делать такое заключение для всего издания (из трех томов пока вышел в свет один) на основании одной не понравившейся рецензенту обработки совершенно неправомерно.

О. А. Связева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 V 1980.

ВНИМАНИЮ НАУЧНЫХ РАБОТНИКОВ!

С 1981 г. вводится новый порядок сбора заказов на ряд книг, предназначенных для специалистов узкого профиля. Эти издания будут распространяться только по гарантированным заказам.

Книги эти вошли в ч. II аннотированного тематического плана выпуска издательства «Наука» по естественнонаучной и технической литературе.

Заказы на них индивидуальные покупатели оформляют на почтовых открытках с указанием обратного адреса, а учреждения и предприятия — гарантийными письмами как твердые, гарантированные заказы. Для библиотечных коллекторов и библиотек сохраняется прежний порядок заказов на эту литературу. Книжные магазины обязаны своевременно известить покупателей о полученных книгах.

Тираж книги будет устанавливаться в строгом соответствии с количеством собранных заказов.

Среди изданий, распространяемых по гарантированным заказам, обращаем Ваше внимание на работы, близкие профилю нашего журнала:

Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. 17 л. 2 р. 50 к. План 1981 г., кн. 2, № 774.

Рост растений и дифференцировка. 20 л. 3 р. 50 к. План 1981 г., кн. 2, № 775.

Антропогенные факторы в истории развития современных экосистем. 18 л. 2 р. 70 к. План 1981 г., кн. 2, № 785.

Быстрицкая Т. Л., Волкова В. В., Снакин В. В. Почвенные растворы черноземов и серых лесных почв. 12 л. 1 р. 80 к. План 1981 г., кн. 2, № 786.

* * *

Во втором квартале 1981 г. в издательстве «Наука» (план выпуска литературы на 1981 год, кн. 2, с. 136, № 426) выходит из печати книга С. К. Черепанова «Сосудистые растения СССР». Л.: Наука. 80 л. Ц. 6 руб.

Книга содержит список высших растений (семейств, родов, видов и подвидов), дико произрастающих на территории СССР, а также наиболее широко распространенных в культуре. Критически учтены (до 1979 г. включительно) все изменения в таксономии и номенклатуре отечественных растений, для многих таксонов указаны новые синонимы, отсутствующие во «Флоре СССР». Приведено 21 455 видов, свыше 330 подвидов, более 445 гибридов, 1977 родов и 211 семейств. Сводка рассчитана на систематиков, флористов, геоботаников, ресурсоведов, палеоботаников, морфологов, анатомов, преподавателей и студентов вузов, работников научных редакций и издательств.

Предварительные заказы на эту книгу можно сделать в магазинах «Академкнига», в местных магазинах книготоргов и потребительской кооперации.

Для получения книги почтой заказы следует направлять по адресу:

117192 Москва В-192, Мичуринский проспект, 12, магазин «*Книга — почтой*» Центральной конторы «*Академкнига*»; **197110** Ленинград П-110, Петрозаводская ул., 7, «*Книга — почтой*» Северо-Западной конторы «*Академкнига*» или в ближайший магазин «*Академкнига*», имеющий отдел «*Книга — почтой*».

К статье Т. К. Горышиной и др., с. 1253

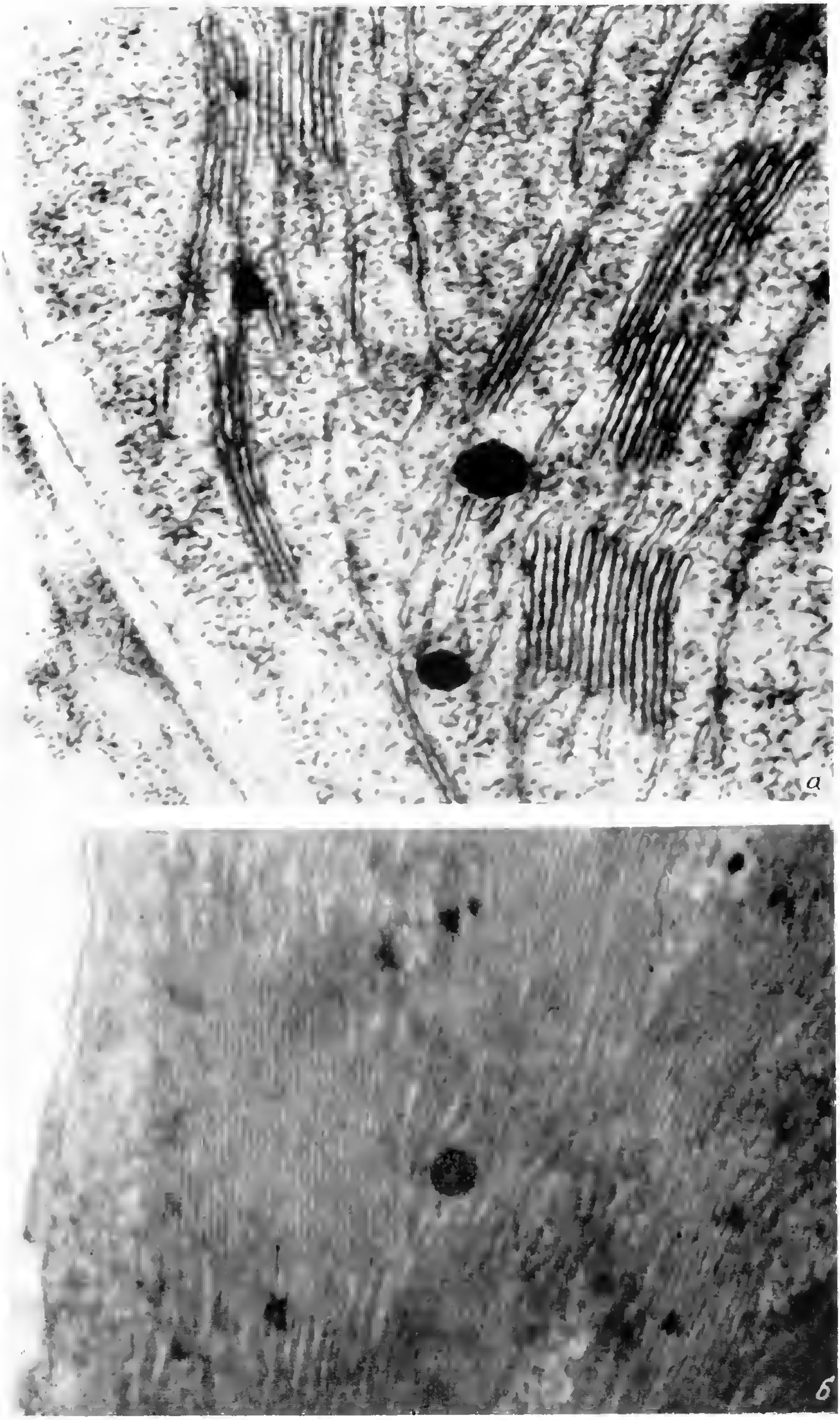


Рис. 2. Структура хлоропластов весенних и летних листьев.

Pulmonaria obscura. Листья: *а* — весенние, *б* — летние.

К с. 1253

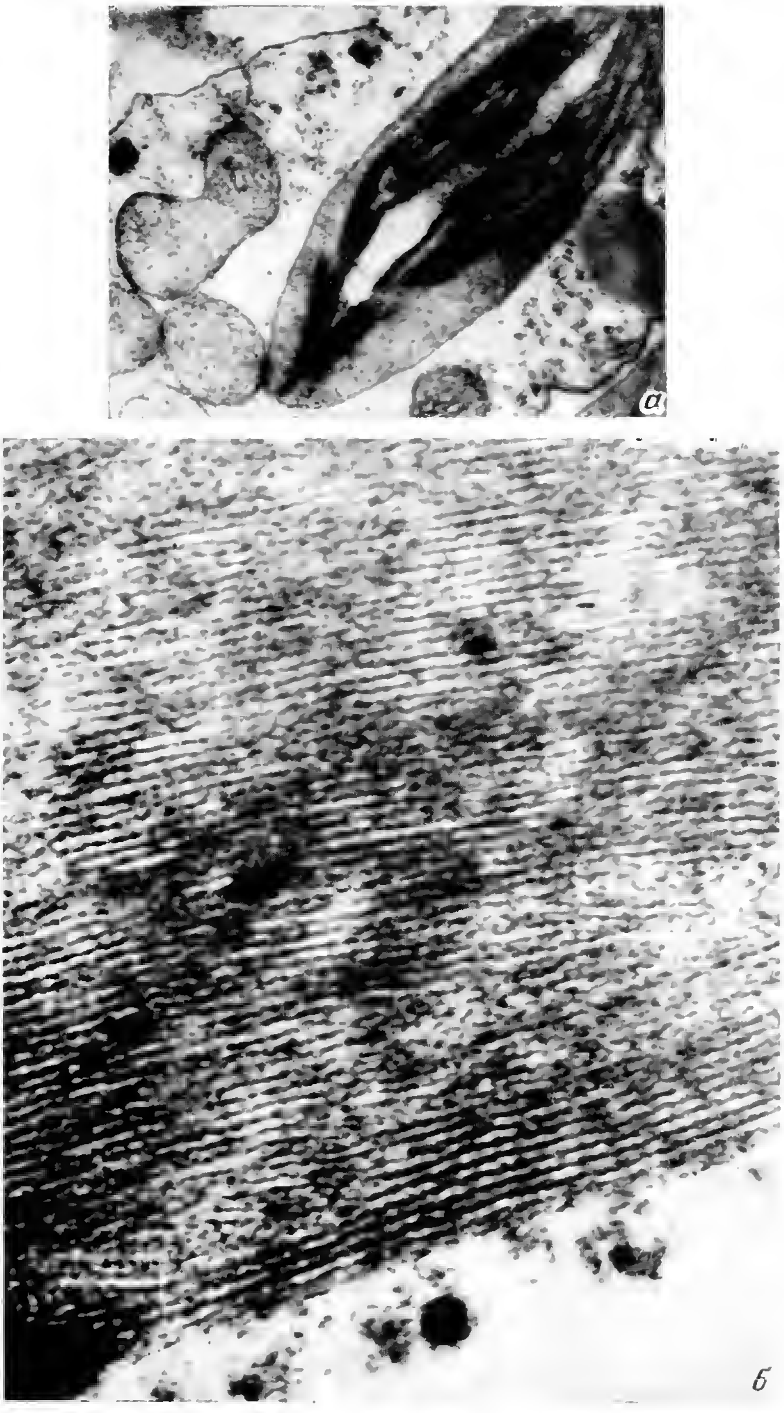


Рис. 2 (*продолжение*). *Aegopodium podagraria.*

К статье Л. В. Аветисовой, с. 1304

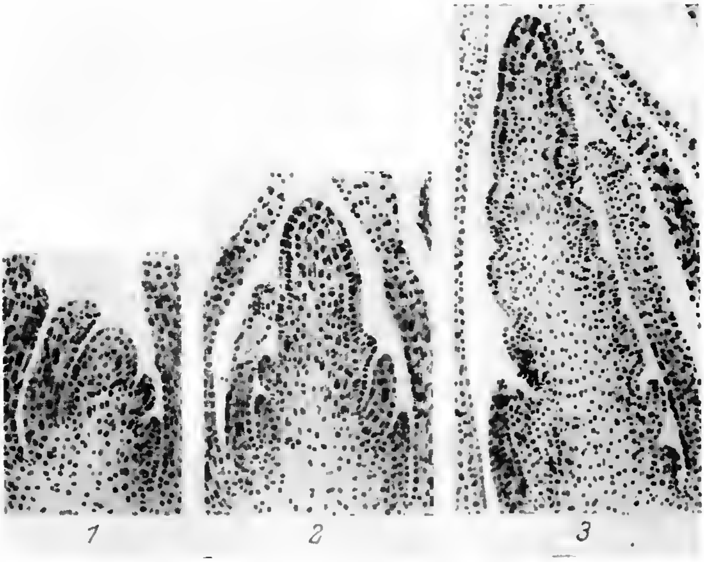


Рис. 1. Осевые срезы апексов побега пшеницы.

1 — вегетативная фаза, *2* — префлоральная, *3* — начало генеративной; *1—3* — ×100.

К с. 1305

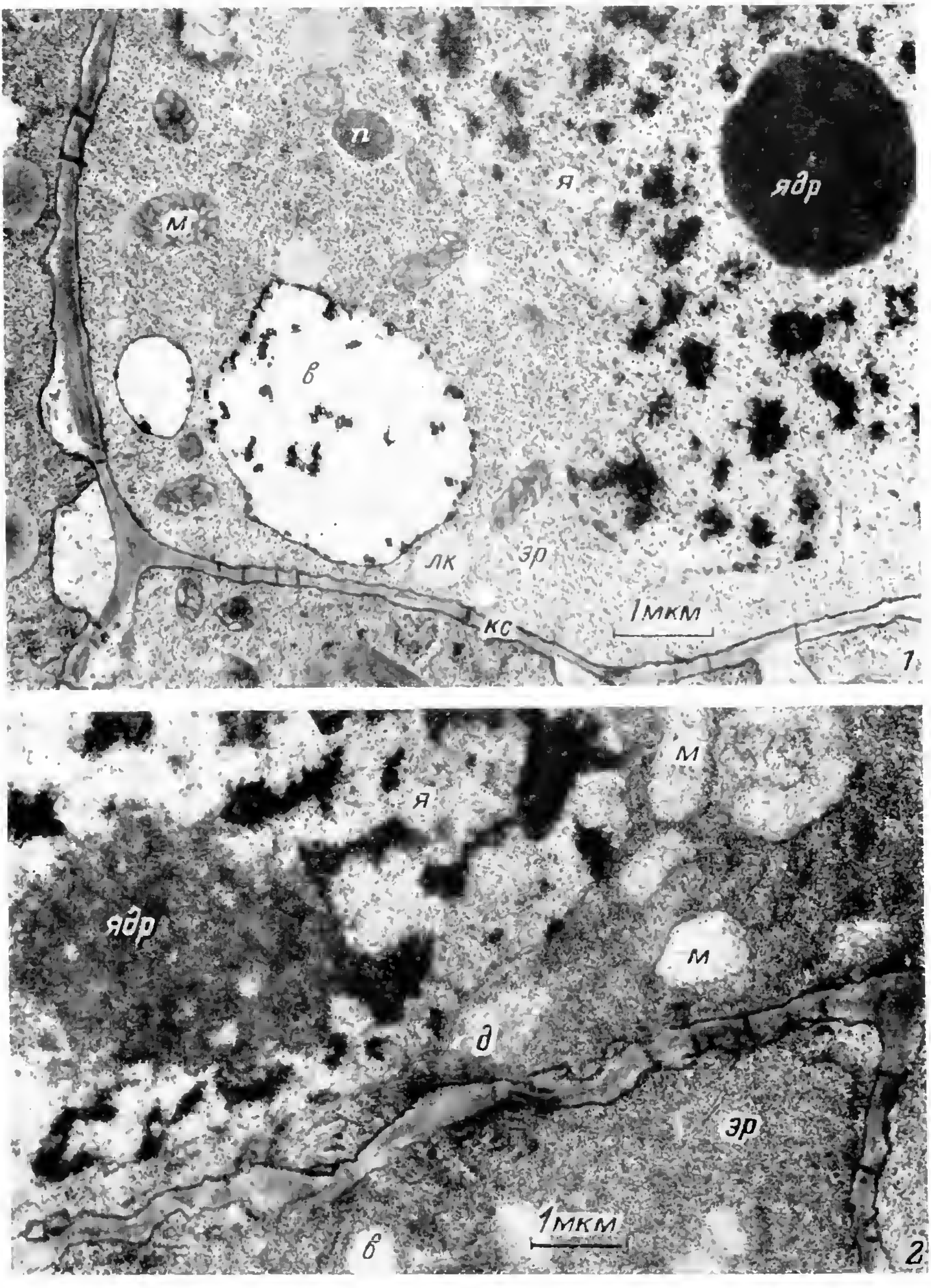


Рис. 3. Ультраструктура клеток апекса побега яровой пшеницы в вегетативной фазе (*1*) и в префлоральной (*2*).

Изменение структуры ядрышка, плотности распределения рибосом, строения митохондрий. *я* — ядро, *ядр* — ядрышко, *м* — митохондрия, *п* — пластида, *д* — диктиосома, *в* — вакуоль, *эр* — эндоплазматический ретикулум, *кс* — клеточная стенка, *лк* — липидная капля.

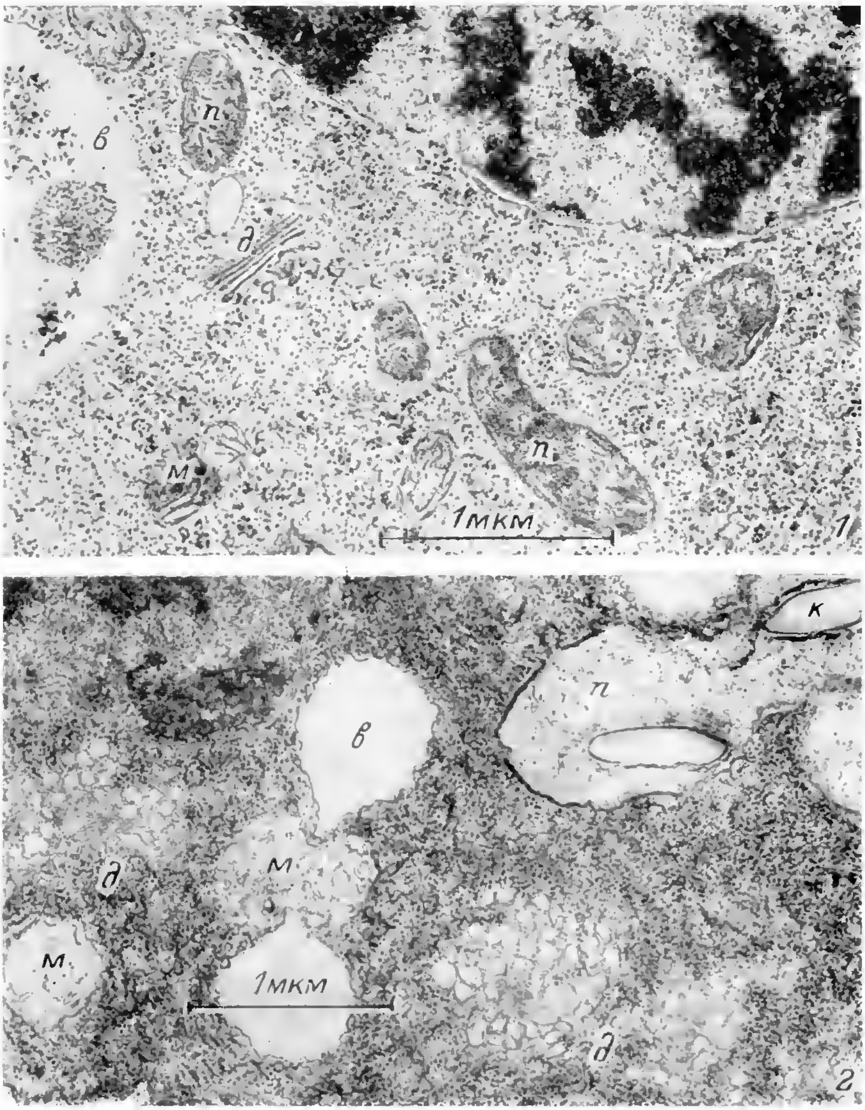


Рис. 4. Фрагменты клеток в вегетативной (*1*) и префлоральной (*2*) фазах апексов побегов озимой пшеницы.

Увеличение плотности гиалоплазмы и плотности распределения рибосом, диктиосомы с большим числом пузырьков Гольджи в префлоральном апексе.
к — крахмал; остальные обозначения те же, что на рис. 3.

К с. 1306

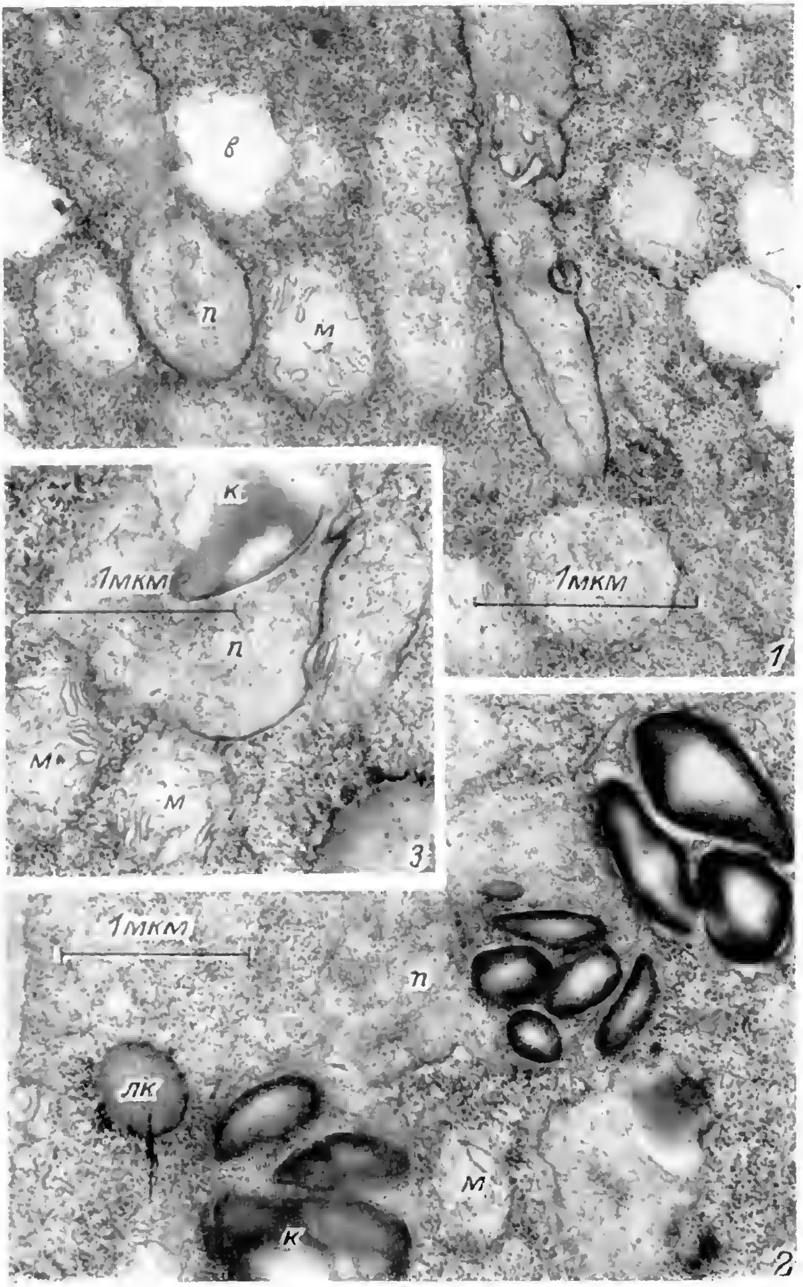


Рис. 5. Фрагменты цитоплазмы клеток апекса побега яровой пшеницы в префлоральной фазе.

1 — митохондрии, пластиды и вакуоли в клетке апикальной зоны; *2* — накопление крахмала в амилопластах сердцевинной зоны; *3* — контакты между органеллами. Обозначения те же, что на рис. *3* и *4*.

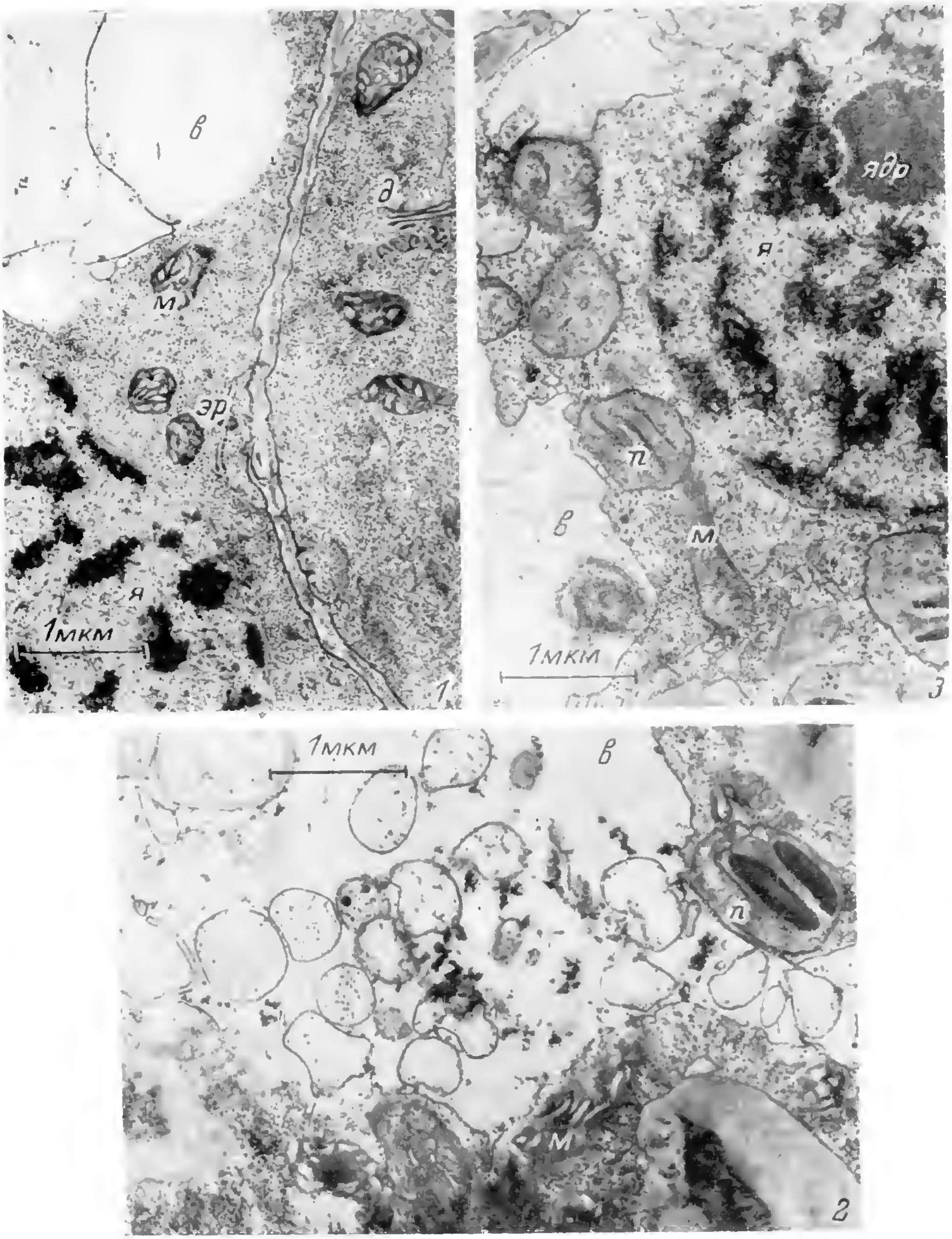
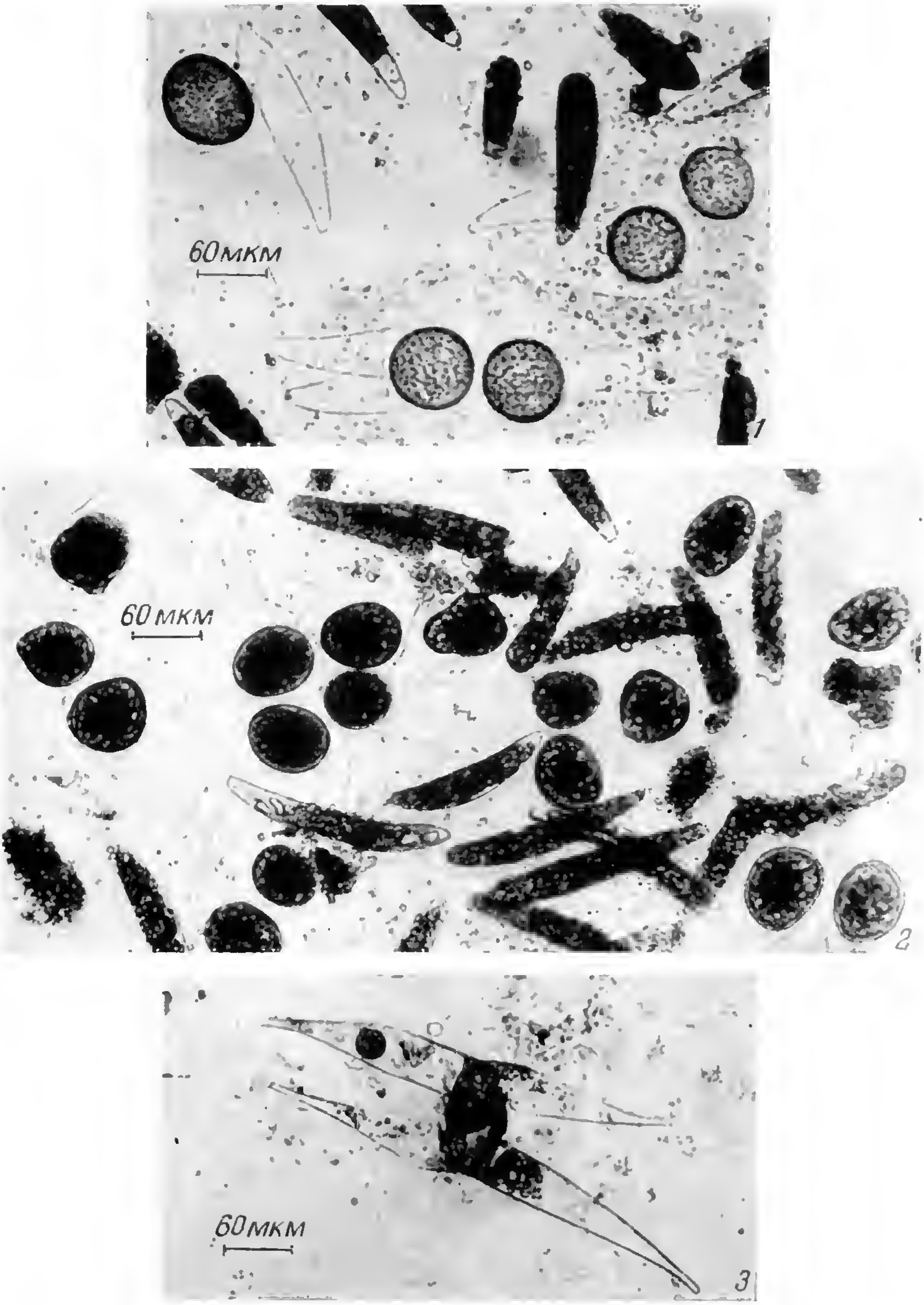


Рис. 8. Клетки колоскового бугорка. Вакуолизация и процессы автолиза в цитоплазме (*1*, *2* — яровая пшеница; *3* — озимая).

Обозначения те же, что на рис. 3—5.

К статье А. Ф. Лукницкой, с. 1324



Образование зигоспор у десмидиевых водорослей в экспериментальных условиях.

1, 2 — *Closterium moniliferum* (Bory) Ehr.; *3* — *Closterium rostratum* Ehr.

Vol. 65 *No. 9*

September, 1980

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE USSR

CONTENTS

Page

A. M. Stepanova, A. A. Shumilova. Photorespiration. Evolutionary and physiological aspects 1225

O. V. Zalensky, E. K. Zubkova, N. S. Mamushina, L. A. Filippova. On the relationships between photosynthesis and respiration in the assimilating cell. 1. A study in the glycolisis and Krebs cycle in the light and dark conditions in *Chlorella* cells 1241

T. K. Goryshina, I. G. Laverycheva. On the chloroplast ultrastructure in spring and summer leaves of the two oakwood herbs as related to seasonal dynamics of the light regime 1250

E. G. Bobrov. On the studies of the intraspecific systematics of the *Coniferae* . . . 1257

V. V. Petrushenko, T. N. Ivanishina, T. A. Pindichenko. On some indices of leaf reaction to sulphur dioxide influence 1264

A. V. Galanin. Flora and vegetation of the Ust-Chaun biological station (West Chukotka) 1274

B. R. Vassiliev, A. S. Daryev, S. F. Kolodyazhny. On the relations between the leaf characters in the tribe *Hibisceae* (*Malvaceae*) 1288

COMMUNICATIONS 1296

B. M. Mirkin, L. M. Abramova, G. S. Rosenberg. An attempt of the logometrical analysis of the condition of botany in the USSR. (1296). — **L. V. Avetisova, L. P. Cheltsova.** On the changes in ultrastructure of the cells of the shoot apex of *Triticum aestivum* caused by the pass over to the generative development. (1303). — **S. K. Kozhevnikova, L. V. Mahayeva.** The seed productivity and qualitative indices of the seeds of the perennial weeds in the vineyards of the southern coast of the Crimea. (1310). — **L. A. Ignatieva.** Species abundance of the undershrub-grass layer of the dark coniferous forest. (1316). — **A. F. Luknitskaya.** An attempt of the artificial obtaining of the zygotes in some *Desmids* (*Chlorophyta, Desmidiales*) under the laboratory conditions. (1322). — **T. I. Zaikonnikova, V. V. Kipiani.** Chromosome numbers of some species of the *Sorbus* (*Rosaceae*) of the USSR flora. (1326). — **A. A. Sagatheljan.** New and rare species for the flora of Megri region of Armenia. (1330). — **G. K. Bajcov, E. V. Kucherov.** Wild appletree in Baschkiria. (1334). — **M. A. Ilomets.** On the connections between the accumulation speed of peat and the primary bog productivity in the southwestern Estonia. (1337). — **I. S. Ivchenko.** Dendrological zonation of the Ukrainian Polesye. (1344).

NEW TAXA 1351

Nguyễn Tiên Hiêp, G. P. Yakovlev. A new species of the genus *Photinia* (*Rosaceae*) from Viet-Nam. (1351). —**A. P. Khokhryakov.** Two new species of the genus *Potentilla* (*Rosaceae*) from the south of the Magadan district. (1352).

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 1357

V. G. Michurin. *A. E. Vassilyev, N. S. Woronin, A. G. Elenevsky, T. I. Serebryakova.* Botany. Anatomy and morphology of plants. A manual. 1978. (1357).— **Yu. V. Gamaley.** *A. M. Silaeva.* The chloroplast structure and environmental factors. 1978. (1361). — **B. M. Mirkin.** (*A review*). Problems in desert development, No. 1. 1978. (1362).

LETTERS TO THE EDITORIAL OFFICE 1366

O. A. Sviazeva. A reply to the review by V. N. Vassilyev «On the treatment of the genus *Betula* in the book „Areas of the trees and shrubs of the USSR“». (1366).

---

1 р. 50 к.

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ [1]

Стр.

А. М. Степанова, А. А. Шумилова. Фотодыхание (эволюционный и физиологический аспекты) 1225

О. В. Заленский, Е. К. Зубкова, Н. С. Мамушина, Л. А. Филиппова. К вопросу о взаимоотношениях фотосинтеза и дыхания в ассимилирующей клетке. 1. Исследования гликолиза и цикла Кребса на свету и в темноте в клетках хлореллы 1241

Т. К. Горышина, И. Г. Лаверычева. Об ультраструктуре хлоропластов в весенних и летних листьях двух травянистых видов лесостепной дубравы в связи с сезонной динамикой светового режима 1250

Е. Г. Бобров. Об изучении внутривидовой систематики хвойных 1257

В. В. Петрушенко, Т. П. Иванишина, Т. А. Пиндиченко. О некоторых показателях ответной реакции листа на воздействие сернистым газом 1264

А. В. Галанин. Флора и растительность Усть-Чаунского биологического стационара (Западная Чукотка) 1274

Б. Р. Васильев, А. С. Дариев, С. Ф. Колодяжный. О связи между признаками строения листа у видов трибы *Hibisceae* (*Malvaceae*) 1288

СООБЩЕНИЯ 1296

Б. М. Миркин, Л. М. Абрамова, Г. С. Розенберг. Опыт наукометрического анализа состояния ботаники в СССР. (1296). — **Л. В. Аветисова, Л. П. Чельцова.** Изменение ультраструктуры клеток апекса побега *Triticum aestivum* при переходе к генеративному развитию. (1303). — **С. К. Кожевникова, Л. В. Махаева.** Семенная продуктивность и качественные показатели семян сорных многолетников на виноградниках Южного берега Крыма. (1310). — **Л. А. Игнатьева.** Обилие видов кустарничково-травяного яруса темнохвойного леса. (1316). — **А. Ф. Лукницкая.** Опыт искусственного получения зигот у некоторых десмидиевых водорослей (*Chlorophyta, Desmidiales*) в лабораторных условиях. (1322). — **Т. И. Заиконникова, В. В. Кишиани.** Хромосомные числа некоторых видов рода *Sorbus* (*Rosaceae*) флоры СССР. (1326). — **А. А. Сагателян.** Новые и редкие виды флоры Мегринского района Армении. (1330). — **Г. К. Байков, Е. В. Кучеров.** Дикорастущая яблоня в Башкирии. (1334). — **М. А. Илометс.** Связь между скоростью аккумуляции торфа и первичной продуктивностью болота в юго-западной Эстонии. (1337). — **И. С. Ивченко.** Дендрологическое районирование Украинского Полесья. (1344)

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 1351

Нгуен Тьен Хьеп, Г. П. Яковлев. Новый вид рода *Photinia* (*Rosaceae*) из Вьетнама. (1351). — **А. П. Хохряков.** Два новых вида рода *Potentilla* (*Rosaceae*) с юга Магаданской области. (1352).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1357

В. Г. Мичурин. *А. Е. Васильев, Н. С. Воронин, А. Г. Еленевский, Т. И. Серебрякова.* Ботаника. Анатомия и морфология растений. Учебное пособие для биологической специальности педагогических институтов. 1978. (1357). — **Ю. В. Гамалей.** *А. М. Силаева.* Структура хлоропластов и факторы среды. 1978. (1361). — **Б. М. Миркин.** (*Рецензия*). Проблемы освоения пустынь, № 1. 1978. (1362).

ПИСЬМА В РЕДАКЦИЮ 1366

О. А. Связева. Ответ на рецензию В. Н. Васильева «Об обработке рода *Betula* в книге „Ареалы деревьев и кустарников СССР“». (1366).

---

[1] Стр. 1125—1268 в номере следует читать 1225—1368 (как дано в содержании).

Ботанический журнал, 1980, т. 65, 9, 1225—1368